

annales
de
zoologie
écologie animale

INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE
PARIS • GRIGNON
JARDIN D'AGRICULTURE
BOULEVARD DE GRIGNON

Trimestriel

1971

Vol. 3 - N° 4

inra

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

AZEA3.4

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, PARIS-VII^e. Tél. : 551-41-09.

Directeur général : J. M. SOUPAULT

Directeur général adjoint : J. POLY

Inspecteurs généraux : A. CAUDERON, G. DROUINEAU, R. FÉVRIER, P. MORNET, R. PÉRO

Rédaction des Annales

Pour l'ensemble des Séries : J. POLY

Annales agronomiques.

- M. HALLAIRE, Chef du Département de Bioclimatologie.
- S. HÉNIN, Chef du Département d'Agronomie.

Annales de l'Amélioration des Plantes.

- R. MAYER, Chef du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes.

Annales de Phytopathologie.

- H. DARPOUX, Chef du Département de Pathologie végétale.

Annales de Zoologie - Écologie animale.

- E. BILIOTTI, Chef du Département de Zoologie.

Annales de Zootechnie.

- A.-M. LEROY, Professeur honoraire à l'Institut national agronomique.
- A. RÉRAT, Directeur de la Station de Recherches sur l'Élevage des Porcs, C. N. R. Z.

Annales de Technologie agricole.

- P. DUPUY, Chef du Département de Technologie des Produits végétaux.
- A. GUILBOT, Directeur de la Station de Biochimie et Physico-Chimie des Céréales et de leurs Dérivés, C. E. R. D. I. A., Le Noyer-Lambert, 91 - Massy.
- G. MOCQUOT, Chef du Département de Technologie des Produits animaux.

Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique.

- G. FAUCONNEAU, Chef des Départements de Nutrition et d'Élevage.
- A. FRANÇOIS, Directeur de Recherches à l'I. N. R. A.
- C. THIBAUT, Chef du Département de Physiologie animale.

Annales des Sciences forestières.

- P. BOUVAREL, Chef du Département de Recherches forestières, C. N. R. F.
- J.-P. CHESNEAU, École nationale du Génie rural, des Eaux et des Forêts, 54 - Nancy.
- J. PARDÉ, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production, C. N. R. F.

Annales de Génétique et de Sélection animale.

- P. MÉRAT, Directeur de la Station de Génétique formelle, C. N. R. Z.
- B. VISSAC, Directeur de Recherches, Département de Génétique animale, C. N. R. Z.

Apidologie (Revue franco-allemande, co-édition I. N. R. A.-Deutscher-Imkerbund).

- J. LOUVEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux, 91 - Bures-sur-Yvette.

Annales de Recherches vétérinaires.

- P. MORNET, Inspecteur général de la Recherche agronomique.

Annales d'Hydrobiologie.

- R. FÉVRIER, Inspecteur général de la Recherche agronomique.
- C. THIBAUT, Chef du Département de Physiologie animale.
- R. VIBERT, Directeur de la Station d'Hydrobiologie, 64 - Biarritz.

Annales d'Économie et de Sociologie rurales.

- D. BERGMANN, Chef du Département d'Économie et de Sociologie rurales.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION :

Services des Publications de l'I. N. R. A., route de Saint-Cyr, 78 - VERSAILLES, Tél. : 950-75-22

annales
de
zoologie
écologie animale

Trimestriel

1971

Vol. 3 N° 4

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

SÉMINAIRE DE PHYSIOLOGIE DE L'INSECTE SUR LE THÈME DE LA REPRODUCTION

LYON, 24-25-26 SEPTEMBRE 1970

Un groupe d'Entomologistes lyonnais appartenant à la Faculté des Sciences, à l'I. N. S. A. et à l'I. U. T. (MM. DAVID, FOURCHE, LAVIOLETTE, LEGAY, TEULADE), a organisé, les 24, 25 et 26 septembre 1970, un séminaire sur le thème de la reproduction dans ses rapports avec le développement embryonnaire, le développement larvaire et la génétique.

Cette manifestation, qui avait reçu le parrainage de M. le Professeur TERROINE, Directeur du Centre national de Coordination des Études et Recherches sur la Nutrition et l'Alimentation au C. N. R. S., et du Chef du Département de Zoologie de l'I. N. R. A., a groupé 78 participants qui ont présenté 13 communications.

Étant donné le très grand intérêt des sujets exposés et l'importance des phénomènes étudiés pour les travaux de notre Département, il a paru utile de publier dans les *Annales de Zoologie-Écologie animale*, la totalité des communications ainsi que les discussions auxquelles elles ont donné lieu.

E. BILIOTTI.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA CONSTITUTION ET DE L'ÉVOLUTION CYTOCHIMIQUE DU GLOBULE VITELLIN ET DISCUSSION SUR LE RÔLE DES CELLULES FOLLICULEUSES

P. NARDON

*Laboratoire de Biologie,
Institut national des Sciences appliquées,
69 - Villeurbanne*

RÉSUMÉ

Dans l'ovariole acrotrophique de *Liparus germanus*, la vitellogenèse se déroule en cinq stades, sans l'intervention des cellules nourricières. Le globule vitellin est de nature lipo-glycoprotéinique et renferme au moins un pigment jaune. Mais, au cours de la vitellogenèse, il subit un processus de « maturation » et son aspect cytochimique évolue d'un stade à l'autre. On peut notamment mettre en évidence un apparent enrichissement en protéines basiques et en acides aminés aromatiques, ces derniers conférant une fluorescence naturelle au globule. Le rapport des phospholipides acides et des lipides neutres se modifie également. Outre des variations de la composition chimique, ces changements traduisent essentiellement des remaniements structuraux à l'intérieur du globule vitellin.

Le rôle des cellules folliculeuses au cours de la vitellogenèse est discuté en relation avec l'origine des composants du vitellus. Ceux-ci paraissent d'une part emprunter les espaces inter-folliculaires (probablement en provenance de l'hémolymphe) et d'autre part semblent issus des cellules folliculeuses elles-mêmes. Celles-ci pourraient jouer un rôle dans l'assemblage de pré-curseurs venus de l'hémolymphe, ou même effectuer des synthèses.

INTRODUCTION

Préface cruciale du développement embryonnaire par la mise en place des supports de l'information génétique nécessaires jusqu'à la gastrulation (BRACHET, 1967) et processus apparaissant au carrefour d'influence de l'ovocyte, des cellules folliculeuses et éventuellement des trophocytes, la vitellogenèse fait l'objet d'une recrudescence d'intérêt. Dans un précédent article, des méthodes d'études cyto-

chimiques ont été définies pour le globule vitellin de *Mantis religiosa* et sa composition chimique analysée (NARDON et KOLENKINE, 1970). Ici, avec *Liparus germanus*, deux autres aspects seront abordés : l'évolution cytochimique du globule au cours des différentes phases de la vitellogenèse et le rôle éventuel des cellules folliculeuses au cours de ce processus.

MÉTHODES

1. — Fixation

Ont été employés le formol à 6 p. 100 dans le liquide physiologique de Yeager (12 heures), le Helly (12 ou 48 heures), le Bouin alcoolique (18 heures) et le Bouin Hollande (48 heures au moins).

2. — Colorations et tests histochimiques

Des tests classiques ont été pratiqués pour la détection des lipides (Noir Soudan B, sulfate de bleu de Nil), des polysaccharides (APS, bleu de Toluidine acide, digestion à l'amylase) et des protéines (tétrazoréaction de Danielli avec ou sans benzylation ou blocage au DNFB, méthode de Lison Pinheiro pour le tryptophane, millon sulfurique pour la tyrosine). Nous avons en outre utilisé une coloration au Schiff-Vert lumière sans prétraitement, l'azan de Heidenhain et deux variantes de celui-ci précédemment décrites (NARDON et KOLENKINE, 1970) : Rouge ponceau S-bleu de Heidenhain (RPH) et Rouge ponceau S-Bleu de méthylène. La fluorescence naturelle des protéines est examinée en lumière de Wood (filtres VG1, BG12 et BG38).

RÉSULTATS

A l'apex de l'ovariole les trophocytes forment un syncytium et ne subissent pas d'endomitose comme dans le type polytrophique. Il n'existe pas de cœur nourricier comme chez les punaises (BONHAG, 1958). En dessous des cellules nourricières on repère les ovogonies en voie de différenciation et les jeunes ovocytes entourés du tissu préfolliculaire. Dans le vitellarium, les ovocytes s'alignent et entrent dans la phase de croissance prévitellogénétique, caractérisée par un cytoplasme homogène finement granuleux, fortement basophile (très riche en ARN). On peut dénombrer jusqu'à cinq ovocytes successifs à ce stade.

La vitellogenèse proprement dite (formation des globules vitellins) constitue la phase d'accroissement maximal : environ les 9/10 de la croissance totale qui est de plus de 125 000 fois.

1. — Modifications histochimiques du globule vitellin

Le globule vitellin, entouré d'une membrane typique (cyanophile, phospholipidique et APS positive) est un mélange complexe de protéines basiques (carni-nophiles), de protéines acides (cyanophiles), de lipides acides et neutres et de polysaccharides neutres. Après une fixation au formol il est intensément fluorescent en lumière de Wood. La fluorescence paraît due à une grande richesse en tyrosine, tryptophane et probablement aussi phénylalanine. Précisons encore que la fraction

TABLEAU I

Caractérisation histochimique du globule vitellin au cours des cinq étapes de la vitellogenèse

Stades	Taille de l'ovocyte en μ	Cellules folliculeuses		Globule vitellin							Caractéristiques du cytoplasme intervittelin
		Aspect	Sécrétion	APS (2)	Noir Soudan B (1)	Bleu de Nil (1) (3)	Schiff (1)	Fluorescence (1)	Tyrosine Tryptophane (3)	RPH (2)	
I	480/180 à 840/180	Hautes	—	+	+	Bleu	—	—	++	Mauve ou jaune	Carminophile Très riche en ARN
II	840/180 à 1 000/480	Hautes		+	+	Bleu	—	—	++	Mauve à brun	Réseau de glycoprotéines et d'ARN entre les GV Grains ou filaments Schiff ⁺ peu abondants
III	1 330/960	Cubiques	(1) Grains cyanophiles et croissant apical Schiff ⁺	+	++	Bleu	—	—	++	Mauve à brun	Réseau de glycoprotéines et d'ARN entre les GV Grains ou filaments Schiff ⁺ peu abondants
IV	2 000/1 000	Aplaties	—	+	±	Rose	±	Début ±	++	Bleu	Dépôt de la membrane vitelline Apparition d'un réseau de glycogène Cytoplasme envahi par substance Schiff ⁺⁺ qui régresse ensuite
								Fin ++	++	Mauve à rouge	
V	2 000/1 000	Très aplaties	—	+	+	Rose à bleu	Vésicules +	+++	++	Rouge à jaune	Dépôt du chorion Glycogène très abondant Disparition de la substance Schiff ⁺ dans le cytoplasme Vésiculation des GV

(1) fixation au Helly

(2) fixation au Bouin

(3) fixation au formol-Yeager

lipidique renferme une composante Schiff positive, aisément soluble dans les fixateurs acides. Il y a également un pigment jaune (probablement un chromolipoïde).

Mais cette structure chimique complexe n'apparaît pas d'emblée et se modifie au cours des cinq étapes qu'on peut définir dans la vitellogenèse et que résume le tableau 1.

Pendant les trois premiers stades le globule est de caractère essentiellement acide, tant au niveau protéique (cyanophilie dominante) que lipidique (dominance des phospholipides acides). La richesse en lipides hétérophasiques est d'ailleurs très grande et ils résistent partiellement à une fixation au Bouin. Le pigment jaune est présent.

Le quatrième stade est marqué par des modifications importantes : diminution de la soudanophilie, concomitante à la disparition de la fraction lipidique acide au profit des lipides neutres (probablement des glycérides), apparition de la fluorescence après fixation au Helly, cyanophilie intense ; le pigment jaune n'est plus visible.

Puis, au cours du cinquième stade, alors que le globule incorpore les substances Schiff positives du cytoplasme intervittelin (qu'on retrouve au niveau des vésicules intraglobulaires), réapparaissent des lipides acides, une soudanophilie importante et une intense carminophilie (augmentation du caractère basique des protéines).

2. — Cellules folliculeuses et origine du matériel vitellin

a) Pigment jaune.

Au cours des premiers stades, on peut retrouver le pigment à l'intérieur des cellules folliculeuses qui semblent donc le véhiculer, probablement à partir de l'hémolymphe. De tels transferts ont été reconnus déjà chez d'autres Insectes (TELFER, 1965).

b) Granulations interfolliculaires.

Au cours des deuxième et troisième stades surtout, alors que la vitellogenèse est à son maximum, on trouve constamment des granulations dans les espaces séparant les cellules folliculeuses, en deçà de la basale. Elles paraissent s'insinuer jusqu'au niveau de l'ovocyte, dans le cytoplasme cortical duquel on remarque des granulations semblables. Elles présentent les caractéristiques cytochimiques des globules vitellins (glyco-lipo-protéiniques) et sont Schiff positives.

c) Croissant apical.

Les granulations constituant le croissant apical au troisième stade sont également Schiff positives. Elles sont libérées dans le cytoplasme cortical de l'ovocyte au début du quatrième stade, où elles ne sont plus alors différenciables des granulations de même type déjà présentes au cours des stades antérieurs.

Ce matériel Schiff positif, comme nous l'avons dit, paraît s'incorporer progressivement aux globules vitellins durant les quatrième et cinquième stades de la vitellogenèse.

d) Hétéroprotéines acides.

Toujours au cours des stades 2 et 3, le cytoplasme des cellules folliculeuses est très riche en granulations protéiques à caractère très acide. Avec la coloration

au Rouge ponceau S-Bleu de méthylène on met aisément en évidence de fins trabécules qui relient ces cellules à l'ovocyte. Ces trabécules, qui présentent également des affinités pour l'APS et le Noir soudan B, suggèrent là encore un transfert de matériel à l'ovocyte à partir des cellules folliculeuses, matériel destiné à la constitution du globule vitellin.

DISCUSSION

1^o — Il convient d'insister en tout premier lieu sur l'extrême complexité du globule vitellin et sur le fait que sa structure chimique évolue au cours de la vitellogenèse. Cette évolution paraît la résultante de deux processus : d'une part l'incorporation progressive de substance intervittelline (comme le matériel Schiff positif) et d'autre part des remaniements structuraux internes. En effet il est difficile d'admettre par exemple qu'une fraction lipidique disparaisse réellement du globule au cours du quatrième stade. Mais il est probable qu'à la suite de l'incorporation du matériel Schiff positif de nouvelles liaisons s'instaurent entre les différentes fractions protéiques, lipidiques et saccharidiques. Ces remaniements doivent se traduire par une moins grande stabilité, d'où la dissolution, dans des fixateurs comme le Helly et surtout le Bouin, d'un composant lipidique acide. Ce changement n'apparaît pas en effet à la suite d'une fixation au formol-Yeager. On peut sans doute interpréter aussi de la même façon les variations apparentes de la carminophilie et de la cyanophilie.

Quoi qu'il en soit, cette étude amène à considérer le globule vitellin comme un véritable organite complexe et capable d'une vie propre. On doit donc se garder de simplifier le phénomène de vitellogenèse en le ramenant à l'incorporation d'une seule « protéine vitelline » comme certaines études d'électrophorèse pourraient le laisser envisager. Nous avons retrouvé en effet une complexité du globule vitellin identique à celle de *Liparus* chez plus de trente espèces d'insectes.

2^o — En second lieu, cette étude suggère que les matériaux constituant le globule vitellin pourraient avoir des origines multiples, résumées dans la figure 1. On peut considérer d'abord que la fraction protéique du cytoplasme homogène primitif puisse être réutilisée. Des études anciennes ont accordé parfois un grand rôle aux émissions nucléolaires de la vésicule germinative (on peut se référer à BONHAG, 1958).

Cependant, l'ensemble des données actuelles, depuis les travaux de TELFER, tend à prouver qu'une partie des protéines vitellines est d'origine exogène, en provenance du tissu adipeux via l'hémolymphe. Cela pourrait être également le cas pour au moins une fraction lipidique puisque certaines des protéines incorporées sont des lipoprotéines (TELFER, 1965). Plusieurs études de microscopie électronique (FAVARD-SERENO, 1964 ; FAVARD-SERENO, 1969 ; NARDON, KOLENKINE, 1970) suggèrent que le transfert à partir de l'hémolymphe se ferait par les espaces interfolliculaires. C'est ce qui paraît ressortir aussi du présent travail. Toutefois, chez *L. germanus*, il semble aussi que du matériel puisse être transféré à l'ovocyte à partir des cellules folliculeuses elles-mêmes. En ce qui concerne le pigment jaune, elles apparaissent comme de simples transmettrices. Par contre, le cas des granulations

apicales du troisième stade pourrait être différent. En effet, elles présentent des caractéristiques biochimiques proches de celles des granulations interfolliculaires. On peut donc se demander s'il n'y aurait pas une filiation entre les deux, ou du moins des précurseurs communs. Dans cet ordre d'idée les cellules folliculeuses pourraient avoir le rôle d'assembler certains précurseurs de faible taille en unités plus importantes. On sait qu'un tel processus semble intervenir au cours de la vitellogenèse de la blatte (BROOKES et DEJMAL, 1968). De même, le pigment incorporé par ces cellules pourrait y être couplé avec une protéine.

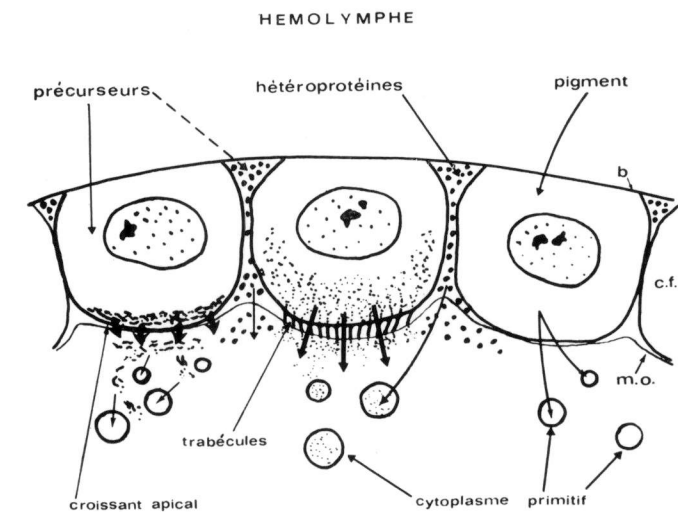


FIG. 1. — Interprétation de la formation du vitellus chez *Liparus germanus*

b : basale
c.f. : cellules folliculeuses
m.o. : membrane de l'ovocyte

On doit enfin poser la question de la possibilité pour les cellules folliculeuses de synthétiser des protéines et de les transférer ensuite à l'ovocyte. Chez *L. germanus* un certain nombre de dispositions morphologiques (les trabécules) et la présence de protéines ayant les mêmes critères histochimiques à l'apex des cellules et à la périphérie de l'ovocyte suggèrent fortement la possibilité d'un tel mécanisme. D'autant plus que ces cellules folliculeuses sont très riches en ARN et pourvues d'un cytoplasme si abondant qu'on peut le repérer même en microscopie photonique. (Mais on ne peut exclure qu'il serve uniquement à la synthèse du chorion et de la membrane vitelline.) Les études autoradiographiques de BIER (1962) chez *Calliphora* suggèrent aussi, mais sans en rapporter la preuve formelle, la possibilité d'un transfert de protéines synthétisées par les cellules folliculeuses. Par contre les récentes expériences de ANDERSON et TELFER (1969) confirment, chez *Cecropia*, l'intervention d'un tel processus.

En conclusion, nos observations chez *Liparus germanus* contribuent à l'analyse de la vitellogenèse. Elles attirent notamment l'attention sur la complexité de la structure chimique du globule vitellin et sur les diverses origines possibles pour ses différents composants.

SUMMARY

CONTRIBUTION TO THE STUDY OF THE COMPOSITION
AND CYTOCHEMICAL EVOLUTION OF THE VITELLINE SPHERE
AND DISCUSSION ABOUT THE PART OF THE FOLLICLE CELLS

In the acrotrophic ovariole of *Liparus germanus*, the vitellogenesis takes place in five stages, without intervention of the nutritive cells. The vitelline sphere is from a lipid-glycoprotein nature and includes at least one yellow pigment. But during the vitellogenesis it goes through a « maturation » process and its cytochemical aspect evolves from a stage to another. It is especially possible to outline an apparent enrichment in basic proteins and in aromatic amino-acids, these latter giving a natural fluorescence to the sphere. The ratio between acid phospholipids and neutral lipids is also modified. Besides variations in the chemical composition, these changes express essentially the structural alterations inside the vitelline sphere.

The part played by the follicle cells during the vitellogenesis is discussed in connection with the origin of the vitellus components. These seem, on the one hand to take the interfollicular spaces (probably coming from the hemolymph), and on the other hand seem result from the follicle cells themselves. These cells may play a part in the assembling of precursors from the hemolymph or, even, to carry out synthesis.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANDERSON L. M., TELFER W. H., 1969. A follicle cell contribution to the yolk spheres of moth oocytes. *Tissue Cell*, **1**, 633-644.
- BIER K., 1962. Autoradiographische Untersuchungen zur Dotterbildung. *Naturwissenschaften*, **14**, 332-363.
- BONHAG P. F., 1958. Ovarian structure and vitellogenesis in insects. *Ann. Rev. Entomol.*, **3**, 137-160.
- BRACHET J., 1967. Le rôle du noyau cellulaire et des acides nucléiques dans la morphogenèse. In *De l'embryologie expérimentale à la biologie moléculaire*, Dunod, p. 5-22.
- BROOKES V. J., DEJMAL R. K., 1968. Yolk protein : structural changes during vitellogenesis in the cockroach *Leucophaea maderae*. *Science*, **160**, 999-1001.
- FAVARD-SERENO C., 1964. Phénomène de pinocytose au cours de la vitellogenèse protéique chez le grillon. *J. microscopie*, **3**, 323-338.
- FAVARD-SERENO C., 1969. Capture de polysaccharides par pinocytose dans l'ovocyte du grillon en vitellogenèse. *J. microscopie*, **8**, 401-414.
- NARDON P., KOLENKINE X., 1970. La vitellogenèse chez *Mantis religiosa* : analyse histochimique et électrophorétique du globule vitellin au cours de la dernière phase de maturation. Sous presse in *Ann. Embryol. Morphogenèse*.
- STAY B., 1965. Protein uptake in the oocyte of the cecropia moth. *J. Cell Biol.*, **26**, 49-62.
- TELFER W. H., 1965. The mechanism and control of yolk formation. *Ann. Rev. Entomol.*, **10**, 161-184.

DISCUSSION

DAILLIE : Les substances protéiques ne peuvent-elles pas provenir directement des cellules folliculeuses ? Plutôt que d'imaginer un transfert via les cellules folliculeuses on pourrait en effet penser à une synthèse de protéines, ensuite exportées, dans les cellules folliculeuses elles-mêmes.

Depuis les travaux de TELFER sur *Cecropia*, on sait qu'une partie des protéines du vitellus sont prélevées par l'ovaire directement dans l'hémolymph. C'est pourquoi

on peut rechercher les traces de ce transfert en histochimie. Ceci dit, les cellules folliculeuses possèdent toute l'ultrastructure nécessaire à la synthèse et l'exportation de protéines. C'est pourquoi, effectivement, les images que vous avez vues, de transfert à partir de ces cellules, peuvent s'interpréter aussi comme la résultante d'une synthèse de celles-ci. En ce qui concerne le pigment jaune, je considère par contre qu'il provient de l'hémolymph. Je peux ajouter encore que certaines expériences de BIER (autoradiographie) suggèrent aussi la participation des cellules folliculeuses à une synthèse de protéines, suivie d'une exportation vers l'ovocyte, de même que des travaux récents de ANDERSON et TELFER.

A-t-on établi des relations, des filiations, entre les protéines vitellines, les protéines de l'hémolymph et les protéines du corps adipeux, au moment de la vitellogenèse, chez les Insectes ?

On peut répondre que oui. Le corps adipeux est le centre de la synthèse protéique chez l'Insecte. L'hémolymph constitue une zone de stockage et de transit. Des études d'immunofluorescence et d'électrophorèse apportent la preuve d'une filiation entre certaines protéines de l'hémolymph et du vitellus.

LENOIR-ROUSSEAU : *Existe-t-il une zone préférentielle de dépôt de substance tant à la périphérie de l'ovocyte qu'aux alentours du noyau ovocytaire ?*

Les globules vitellins apparaissent toujours à la périphérie de l'ovocyte. Il n'existe aucune liaison avec la vésicule germinative. Il ne semble pas qu'il y ait de zone préférentielle de dépôt. Mais je dois dire que je n'ai jamais exploré spécifiquement ce point.

DAVID : *Chez Liparus les cellules nourricières ne sont pas connectées avec les ovocytes. Est-ce que l'on a une idée de leur rôle éventuel ?*

Chez *Liparus* il n'existe en effet aucun système reliant les trophocytes aux ovocytes, comparable à celui qu'on trouve chez les punaises. Il n'y a pas de cœur nourricier et apparemment pas de cordons bien développés. D'autre part, les cellules nourricières ne semblent pas subir de processus d'endomitose. Elles n'ont certainement aucun rôle pendant la phase de vitellogenèse proprement dite.

Est-ce qu'elles ont une activité métabolique ?

A cette question je peux seulement répondre qu'elles sont capables de synthétiser de l'ARN, mais leur activité est bien plus faible que celle des cellules folliculeuses.

RAABE : *Toujours au sujet des trophocytes, ne pensez-vous pas qu'il pourrait y avoir passage de matériaux nourriciers des trophocytes vers les ovocytes par des espaces extracellulaires ?*

Cette éventualité n'est pas à rejeter effectivement. Mais je ne puis apporter aucun argument ni en sa faveur, ni en sa défaveur.

BITSH : *Des cordons nourriciers ont été observés chez des Coléoptères présentant des ovarioles acrotrophiques ; ils ne sont développés que pendant une phase assez courte,*

correspondant à la prévitellogenèse de l'ovocyte. Les cellules nourricières demeurent petites et sont difficiles à distinguer des cellules voisines du germarium; mais on ne peut négliger leur rôle, certainement temporaire.

Dans le cas, très particulier, des ovarioles de *Collembolus*, il n'existe pas de cellules folliculeuses et il semble que les précurseurs du vitellus passent directement de l'hémolymphe au cytoplasme de l'ovocyte; néanmoins ces substances doivent traverser (?) les cellules pariétales très aplaties entourant l'ovariole.

Cette question des cordons nourriciers m'a beaucoup préoccupé et je les ai recherchés chez plusieurs espèces de Curculionides, notamment chez *Sitophilus sasakii*. Après examen de plusieurs milliers de sections je crois pouvoir affirmer ceci : la présence de ces cordons ne peut être infirmée car il est effectivement possible d'en rencontrer. Mais ils sont toujours rares, épisodiques et ne présentent jamais le développement qu'ils ont chez les punaises par exemple. Chez *Liparus*, dont l'ovaire est très gros, je n'en ai pas repéré. De toute façon, comme vous le remarquez vous-même, ils ne peuvent participer à la phase de vitellogenèse proprement dite. Ceci d'ailleurs pourrait être le cas également chez les autres méroïstiques où les globules vitellins apparaissent en général alors que les trophocytes sont déjà résorbés. J'aurai tendance à considérer que les Curculionides présentent une phase de transition entre les systèmes panoïstique et acrotrophique.

DAILLIE : La vésicule germinative de l'ovocyte est-elle active chez *Liparus* ?

D'après des expériences d'autoradiographies préliminaires (chez *Sitophilus*), il ne semble pas que la vésicule germinative synthétise de l'ARN, contrairement aux cellules folliculeuses.

FACTEURS RESPONSABLES DU DÉVELOPPEMENT OVARIEN CHEZ *TENEBRIO MOLITOR* (COLÉOPTÈRE)

Anne-Marie LAVERDURE

Faculté des Sciences, 91 - Orsay

RÉSUMÉ

Ce travail précise les conditions nécessaires à l'évolution de l'ovaire au moment de la reproduction chez *Tenebrio molitor*. Les trois étapes de l'évolution de l'ovaire : la différenciation des différentes parties de l'ovariole au cours de la vie nymphale, la phase de prévitellogenèse et la phase de vitellogenèse proprement dite sont étudiées successivement. L'action des différentes hormones au cours de ces trois étapes est analysée.

Au cours de ce travail, nous chercherons à préciser les conditions nécessaires à l'évolution de l'ovaire au moment de la reproduction chez *Tenebrio molitor* (Coléoptère).

I. — ÉTUDE HISTOLOGIQUE DE L'ÉVOLUTION DE L'OVAIRE

A. — Description et évolution de l'ovaire nymphal

Au moment de la nymphose, l'ovariole est constitué uniquement d'un *germarium* comprenant trois catégories de cellules : les cellules nourricières, les noyaux interstitiels et les jeunes ovocytes. Trois à quatre jours après la mue nymphale, la zone transitoire, où les follicules s'organisent, se différencie. Le *vitellarium* est visible chez les nymphes âgées de 5 à 6 jours. Il contient 2 ou 3 follicules alignés et les ovocytes entrent en phase de premier accroissement.

B. — Description et évolution de l'ovaire adulte

Dans le *vitellarium*, les ovocytes, reliés aux trophocytes par des cordons nourriciers chargés d'ARN, poursuivent leur phase d'accroissement. Les gouttelettes vitellines apparaissent 48 heures après la mue imaginale. Le vitellus est constitué de glycoprotéines. Le volume des ovocytes augmente encore et les œufs arrivent à maturité au bout d'une dizaine de jours.

Nous étudierons successivement les trois étapes de l'évolution de l'ovaire : la différenciation des différentes parties de l'ovariole au cours de la vie nymphale, la phase de prévitellogenèse et la phase de vitellogenèse proprement dite qui s'effectuent après la mue imaginale.

II. — LES FACTEURS RESPONSABLES DE LA DIFFÉRENCIATION DE L'OVARIOLE PENDANT LA VIE NYMPHALE

A. — *Les conditions nécessaires in vivo*

Chez les nymphes, les expériences de ligatures entre le thorax et l'abdomen ou entre la tête et le thorax montrent que la croissance des ovocytes s'effectue en l'absence des glandes endocrines, mais que l'ecdysone contrôle la différenciation de la zone transitoire et du vitellarium. Si on implante des ovaires de nymphes chez des prénymphe, on constate que la croissance des ovocytes s'effectue normalement et que les différenciations en cours lors de l'opération se poursuivent. Mais il n'est pas possible d'observer l'apparition de nouvelles structures : ou bien le taux d'ecdysone présent dans le milieu prénymphe est incorrect, ou bien l'hormone juvénile agit sur l'ovaire pour en bloquer la réponse à l'action stimulatrice de l'ecdysone.

B. — *Les conditions nécessaires in vitro*

L'ovaire nymphal cultivé sur le milieu de base survit bien mais n'évolue pas. Si on ajoute de l'ecdysone dans le milieu de culture, on peut obtenir à la fois la croissance des ovocytes et la poursuite des différenciations en cours lors de l'explantation. On observe que la quantité d'hormone nécessaire pour assurer la poursuite des différenciations est supérieure à la dose nécessaire pour déclencher la croissance des ovocytes. Si on ajoute simultanément de l'ester méthylique du farnesol (qui seul n'a pas d'action) et de l'ecdysone dans le milieu, on constate que l'évolution de l'ovaire est bloquée. Il y a antagonisme entre l'ecdysone et l'analogue de l'hormone juvénile. Ceci explique pourquoi il n'est pas possible d'obtenir la différenciation de nouvelles structures dans l'ovaire nymphal implanté dans un milieu larvaire.

III. — LES FACTEURS RESPONSABLES DE LA PHASE DE PRÉVITELLOGENÈSE

A. — *Les conditions nécessaires in vivo*

Les expériences d'inanition, de décapitations et d'allatectomies montrent que des facteurs hormonaux céphaliques contrôlent la phase de premier accroissement des ovocytes. L'implantation de cerveaux seuls à des femelles décapitées rétablit le phénomène. Quel est le mode d'action du cerveau ?

B. — *Les conditions nécessaires in vitro*

En culture sur le milieu de base, les différentes parties de l'ovariole survivent. Mais les jeunes ovocytes du *germarium* dégèrent et la croissance des ovocytes plus âgés ne se poursuit pas. Si on cultive en association des ovaires et des complexes

céphaliques, la phase de premier accroissement des ovocytes continue et s'achève. Si le milieu de culture est correct, les ovocytes du *vitellarium* entrent en vitellogénèse. L'action du cerveau se produit donc par voie hormonale.

Si on ajoute au milieu la fraction insoluble du cerveau extraite par l'éther on constate à la fois la survie des jeunes ovocytes du *germanium* et la croissance des ovocytes moyens. Ceci permet de penser que la neurosécrétion cérébrale est, dans ces deux types d'expériences, responsable des phénomènes observés.

Cependant, l'action directe de la neurosécrétion sur les ovocytes est inutile si on fournit certaines substances à l'ovaire. Dans le milieu de culture, un extrait « total » de corps gras traité par l'éther assure à la fois la survie des jeunes ovocytes et la croissance des ovocytes moyens. C'est la fraction éther insoluble qui est responsable du premier phénomène, la fraction éther soluble assurant le second.

IV. — LES FACTEURS RESPONSABLES DU DÉPÔT DU VITELLUS

A. — Vitellogénèse et milieu nutritif

L'étude par électrophorèse et immunoélectrophorèse de la composition protéique de l'hémolymphe montre qu'il existe dans le sang deux protéines vitellogènes, particulièrement abondantes chez les femelles adultes. Cette fraction protéique apparaît dans le corps gras dès le stade prénympe et dans les deux sexes. Si on soumet les femelles au jeûne on constate que le métabolisme de ces protéines est perturbé. Parallèlement, la vitellogénèse est anormale. Il y a donc une relation entre ces deux phénomènes.

B. — Vitellogénèse et milieu hormonal

Les expériences d'ablation et de réimplantation des glandes endocrines montrent que la vitellogénèse est conditionnée par le milieu hormonal. L'hormone des *corpora allata*, sécrétée sous l'influence de l'hormone du cerveau est nécessaire à la vitellogénèse. Le jeûne inactive le cerveau. En conséquence les *corpora allata* sont inactifs et la vitellogénèse ne se produit pas.

L'hormone juvénile possède une fonction métabolique : après allatectomie, les protéines vitellines ne sont pas utilisées bien que l'animal s'alimente après l'opération et il n'y a pas de dépôt de vitellus. Au niveau du corps gras, l'hormone des *corpora allata* assure la synthèse et la libération des protéines utilisées par les ovocytes en cours de vitellogénèse.

CONCLUSIONS

Chez les nymphes, l'intégrité du système neuroendocrine est indispensable à l'évolution de l'ovaire. *In vivo* et *in vitro*, l'ecdysone assure à la fois la différenciation des ébauches et la croissance des ovocytes. L'ester méthylique du farnesol possède

in vitro l'action juvénilisante de l'hormone des *corpora allata*. Il y a antagonisme entre les deux hormones au niveau de l'ovaire si on les ajoute simultanément dans le milieu de culture.

Chez la femelle adulte, la phase de prévitellogenèse est contrôlée par l'hormone gonadotrope du cerveau. La neurosécrétion isolée par fractionnement du cerveau peut agir *in vitro* directement sur l'ovaire pour provoquer la croissance des ovocytes et améliorer la survie de l'explant. Cette action directe peut être remplacée, également *in vitro*, par l'action de substances présentes dans le corps gras.

Le dépôt du vitellus, formé de glycoprotéines, commence 48 heures après la mue imaginale. La vitellogenèse est anormale chez les femelles soumises au jeûne et est totalement inhibée par l'allatectomie. L'alimentation stimule le cerveau dont l'hormone allatotrope assure la reprise de l'activité sécrétrice des *corpora allata*. L'hormone des *corpora allata* possède une fonction métabolique et agit au niveau du corps gras. A ce niveau, elle provoque, à partir de l'apport nutritif alimentaire, la synthèse et la libération des protéines vitellogènes particulièrement abondantes dans l'hémolymph des femelles adultes.

SUMMARY

FACTORS INDUCING THE OVARIAN DEVELOPMENT IN *TENEBRIO MOLITOR* (COLEOPTERA)

This study precises the conditions required for the ovary evolution at the time of reproduction in *Tenebrio molitor*.

The three stages of the ovary evolution : the differentiation between the various parts of the ovariole during the pupal life, the previtellogenesis stage and the vitellogenesis stage itself are successively studied. The action of the various hormones during these three stages is analyzed.

DISCUSSION

FOURCHE : *Savez-vous si on a montré, par un moyen quelconque (cytochimie, étude de l'ultrastructure...), l'action de la nutrition sur l'entrée en activité des cellules de la pars intercerebralis.*

MORDUE a étudié en 1967 l'histologie des cellules neurosécrétrices au cours du cycle ovarien chez *Tenebrio molitor*. Chez les femelles soumises au jeûne, les cellules sont peu colorables. Dès que l'animal s'alimente, elles se chargent de neuro-sécrétion. Parallèlement, la concentration de la protéase intestinale augmente et le développement ovarien s'effectue normalement. On peut différencier les cellules neurosécrétrices actives et inactives en mesurant la concentration de cette protéase, le seul aspect des cellules ne permettant pas de conclure.

Cette question faisant suite à la première existe-t-il des preuves de l'action du jeûne sur le blocage de ces mêmes cellules ?

Je ne pense pas que l'on puisse parler d'une action inhibitrice du jeûne sur les cellules neurosécrétrices. Chez les animaux soumis à l'inanition, le système est au

repos. C'est l'alimentation qui exerce une action stimulatrice sur la *pars intercerebralis*.

DAVID : *Est-ce que vous avez pu analyser la composition protéique des ovocytes qui entrent en vitellogenèse dans les cultures ?*

Cette étude pose des difficultés techniques assez importantes (grand nombre de cultures, nécessité d'une vérification histologique pour chaque ovaire, stockage, etc...). Je compte effectuer ce travail au cours de l'année.

NENON : *Quels résultats sont obtenus si l'on met en culture in vitro des ovaires prélevés chez des nymphes ?*

L'ovaire nymphal cultivé sur le milieu de base survit parfaitement. Mais l'évolution de l'organe (croissance des ovocytes, organisation des follicules, apparition de la zone transitoire et du *vitellarium*) est arrêtée.

Quelles améliorations entraîne l'addition d'ecdysone au milieu supposé an hormonal ?

Si on ajoute au moins 1 µg d'ecdysone/ml de milieu, on déclenche la croissance des ovocytes sans observer de différenciation. En particulier, les follicules ne s'organisent pas. Avec 2 et 3 µg d'hormone/ml de milieu, on provoque la croissance des ovocytes et la poursuite des différenciations commencées lors de l'explantation.

RAABE : *Avez-vous quelques données sur un rôle métabolique éventuel du cerveau ? Des expériences de culture comportant du corps gras entier pourraient apporter des indications en ce sens.*

Les chercheurs de l'école de HIGHNAM ont montré que la cautérisation des cellules neurosécrétrices de la *pars intercerebralis* arrête les synthèses protéiques et que l'allatectomie provoque une diminution de la concentration protéique du sang. Ils ont conclu :

1° que les cellules neurosécrétrices sont responsables des synthèses protéiques ;

2° que l'allatectomie inhibe l'activité des cellules neurosécrétrices. Je ne suis pas d'accord avec cette dernière conclusion. Chez *Tenebrio molitor*, on observe que l'allatectomie perturbe le métabolisme des protéines vitellogènes seules (accord avec les résultats de ENGELMANN, SCHEURER, LUSCHER...).

Les cultures *in vitro* d'ovaires de *Tenebrio* en présence de corps gras n'ont donné aucun résultat, si ce n'est des infections importantes. Pour cette raison, j'ai été obligée de traiter le corps gras par l'éther.

DARJO : *Quels sont les arguments en faveur de l'existence d'un facteur allatotrope provenant du cerveau ?*

La cautérisation des cellules neurosécrétrices inhibe l'activité des CA. Si on sectionne les *nervi corpori cardiaci II*, l'activation des glandes ne se produit pas. On a montré chez plusieurs insectes la présence de gouttelettes de neurosécrétion à l'intérieur des cellules des CA. Chez *Locusta migratoria* et *Schistocerca sp.* GIRARDIE

(1966) et STRONG (1965) ont précisé que ce sont les cellules latérales de la *pars intercerebralis* qui produisent l'hormone allatotrope.

ALLEGRET : *L'action du cerveau est indispensable initialement pour activer les CA; existe-t-il un argument: 1° pour une action directe nerveuse de l'alimentation (analogue à celle admise pour la mue); 2° ou pour une action métabolique ?*

Chez *Tenebrio molitor*, je n'ai pas de réponse à cette question. Il existe deux théories : 1° La distension du tube digestif lors du repas excite les récepteurs nerveux. L'influx nerveux est conduit au cerveau, d'où la mise en route du système. 2° C'est l'augmentation de la concentration protéique du sang qui excite le système neuro-endocrine.

LEFEUVRE : *Êtes-vous persuadée que les variations de volume des corpora allata sont en relation directe avec leur niveau d'activité (accord avec la théorie de Novak) ?*

J'ai observé des variations du volume des CA avant et après la mue imaginale. Histologiquement, on met en évidence des différences entre les CA de fort et de faible volume. J'ai constaté que ce sont les complexes céphaliques qui possèdent les CA les plus gros qui sont les plus actifs pour rétablir la vitellogenèse chez une femelle décapitée. Je ne peux pas conclure car on peut envisager deux hypothèses : 1° Les CA les plus gros stockent l'hormone qu'ils peuvent libérer lors d'une implantation. Les CA les plus petits sont en activité de synthèse. L'opération peut bloquer cette synthèse d'où inactivité apparente. 2° Ce sont les CA les plus gros qui sont en activité de synthèse accompagnée de la libération de l'hormone. Les glandes les plus petites sont inactives. Il faut remarquer que chez les femelles soumises au jeûne, les CA restent petits et sont inactifs.

NARDON : *Il n'y a pas de protéines de Tenebrio dans votre milieu de culture, or, si les conditions endocrinologiques sont requises, vous observez un dépôt de vitellus ? Y a-t-il identité avec la protéine vitelline ?*

— Si oui, d'où provient-elle ?

— Si non, cela voudrait dire que l'ovocyte est capable d'incorporer n'importe quoi (à moins qu'il ne synthétise lui-même).

Dans les conditions les plus favorables, on constate *in vitro* le dépôt de gouttelettes vitellines ayant histologiquement et histochimiquement les caractères et les propriétés du vitellus qui se dépose *in vivo*. Je n'ai pas encore fait le test électrophorétique qui me permettra de dire s'il s'agit ou non de la même glycoprotéine. On peut penser — mais ce n'est qu'une hypothèse — qu'il existe dans le milieu une protéine différente de la protéine normale mais qui en serait cependant assez voisine. Si le vitellus déposé est du « vrai » vitellus, il faudra admettre que l'ovocyte est capable d'une certaine activité de synthèse. Dans le cas contraire, il s'agira de « faux » vitellus, l'ovocyte ayant prélevé une protéine voisine, mais sans pour autant incorporer n'importe quoi (pourquoi n'incorpore-t-il pas *in vivo* toutes les protéines du sang ?) Il faut rappeler qu'*in vitro* la vitellogenèse n'est possible que sur milieu à base de glucose (et non à base de tréhalose).

PÉRIODES DE FONCTIONNEMENT APPARENT ET DE FONCTIONNEMENT RÉEL ET UTILE DES GONADES CHEZ LES LÉPIDOPTÈRES

P. ALLÉGRET

Faculté des Sciences, 35 - Rennes

RÉSUMÉ

L'auteur souligne les difficultés rencontrées dans l'établissement d'un schéma de fonctionnement des gonades chez les Lépidoptères. Il décrit rapidement le fonctionnement normal des gonades femelles chez *Galleria mellonella* puis donne les résultats des séries de greffes et ceux des essais effectués entre 1966 et 1969 et qui avaient pour but de rompre l'accord constaté entre le fonctionnement des gonades femelles et l'état physiologique de l'organisme.

Pour les Lépidoptères, plus peut-être que pour tout autre groupe d'holométaboles, il apparaît difficile d'établir un schéma du fonctionnement des gonades qui soit à la fois général et superposable aux données classiquement admises pour d'autres Insectes.

En effet, pour les femelles, l'évolution de l'ovaire est probablement identique chez toutes les larves mais, dès le stade nymphal, des divergences apparaissent qui aboutiront aux trois types reconnus par EIDMANN dès 1931 et que les études récentes opposent sur le plan des mécanismes neurohormonaux :

— Le premier type (comprenant en plus des Piérides actuellement très bien étudiées la plupart des diurnes et la majorité des Sphingides et des Noctuelles) suit le schéma normal : la vitellogenèse qui a lieu au cours d'une vie imaginale longue est commandée par l'activité des *corpora allata*.

— Le second, que l'on pourrait qualifier de condensé, correspond à des espèces à vie imaginale courte (Bombycides et Attacides par exemple). La vitellogenèse est alors uniquement nymphale et semble échapper à tout contrôle neurohormonal.

Ces deux types s'opposent aussi par le fait que l'alimentation de l'imago est indispensable à la vitellogenèse dans le premier cas alors qu'elle est nulle dans le second.

— Enfin dans le troisième type comprenant bon nombre de familles (Pyralides, Tortricides, Tinéides, etc.) une plus ou moins forte fraction de la vitellogenèse se

réalise chez la nymphe et son achèvement a lieu chez l'imago dont la durée de vie est variable. Dans ce troisième type « intermédiaire » les rôles de l'alimentation imaginaire, lorsqu'elle existe, et du contrôle hormonal sont discutables et probablement variables selon les espèces.

Pour les mâles, l'évolution testiculaire paraît uniforme, croissance lente de l'ébauche testiculaire pendant les stades larvaires initiaux et commencement de la méiose et de la spermiogenèse dès le dernier stade. Ces activités se poursuivent chez la nymphe et l'imago. Mais c'est le groupe entier des Lépidoptères qui se singularise par la présence des spermatozoïdes « atypiques » ou « apyrènes » décrits par MÈVES dès 1900. Ces spermatozoïdes atypiques apparaissent en nombre de plus en plus grand chez la nymphe puis l'imago et, comme l'a montré MACHIDA (1929) pour *Bombyx mori*, leur formation dépend étroitement de l'âge de l'individu. Le mécanisme cytologique de cette formation a été révisé par ZYLBERBERG (1963) mais leur signification reste énigmatique.

L'évolution des ovaires de *Galleria mellonella* L., Pyralide appartenant au troisième groupe d'EIDMANN, nous a montré que des phénomènes abortifs interviennent aussi chez les femelles : la vitellogenèse qui paraît indépendante des facteurs hormonaux est limitée dans le temps par la pycnose des trophocytes puis des ovocytes (ALLÉGRET, 1966 et 1968). Ces phénomènes de pycnose apparaissent liés à l'état physiologique des nymphes et des adultes, c'est-à-dire, pour la nymphe, aux conditions trophiques antérieures et, pour l'adulte, aux conditions de vie et à la fécondation.

Dans tous les cas, le fonctionnement des gonades femelles paraît s'accorder à l'état physiologique de l'organisme, état en continuelle transformation du fait de la métamorphose. Les essais de rupture de cet accord par des greffes asynchrones (ALLÉGRET, 1969) renforcent l'hypothèse d'une commande humorale étroite de l'activité de la gonade femelle.

Après une rapide étude du développement normal nous regrouperons ici des données déjà publiées de 1966 à 1969 avec les résultats de nouvelles séries de greffes et ceux de divers essais tendant à rompre cet accord gonade/organisme.

Du point de vue technique, le contrôle des ovaires est fait par la méthode déjà signalée des préparations définitives d'ovaires entiers après dissection, fixation et coloration au Feulgen - Vert lumière. Celui des testicules est fait à l'aide de frottis fixés et colorés de même manière. Dans les deux cas une étude quantitative est possible.

Les greffes sont réalisées par implantation latéro-dorsale, au niveau des premiers segments abdominaux, d'organes prélevés quelques instants avant sur un animal rapidement disséqué. L'anesthésie à l'éther et l'opération ne causent pratiquement pas de mortalité. Les taux de reprise dépendent des greffons et dépassent souvent largement 60 p. 100.

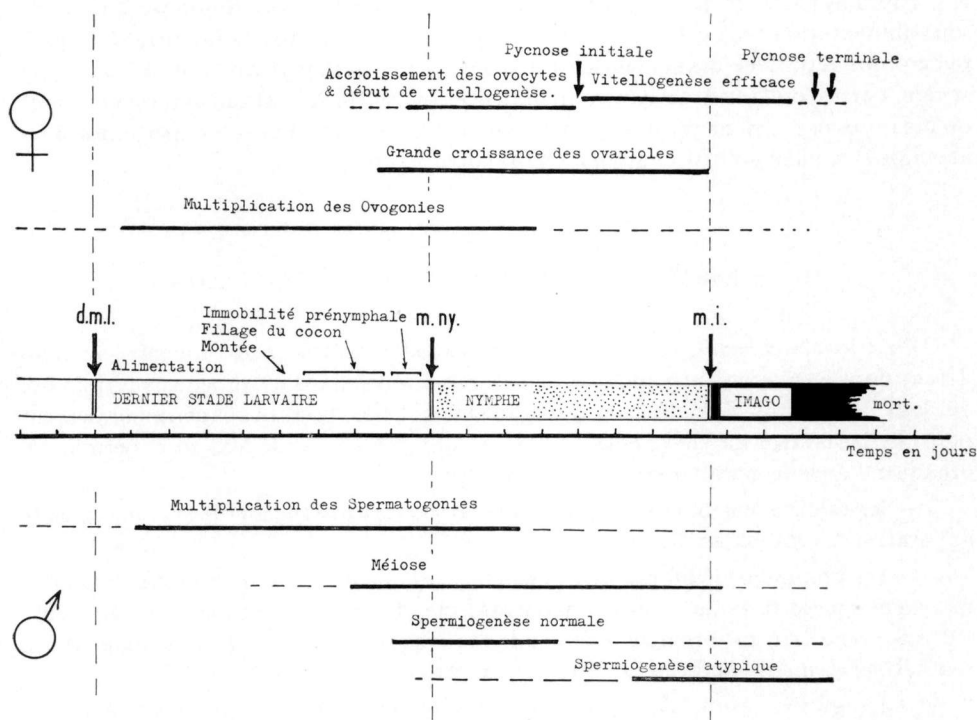
I. — ÉVOLUTION NORMALE DES GONADES CHEZ *GALLERIA*

Le tableau 1 résume cette évolution dans nos conditions habituelles d'élevage (alimentation abondante des larves sur cire pure et pollen, obscurité et température constante de 30°).

Soulignons les points suivants :

La multiplication des gonies est active, pour les deux sexes, dès l'avant-dernier stade larvaire. Elle paraît s'intensifier au dernier et se poursuit ensuite jusqu'à la vie imaginaire. Pour les femelles, un petit nombre de gonies abortives peut être observé à tout moment au niveau du germarium. Pour les deux sexes encore, la fin de la période d'alimentation du dernier stade semble correspondre à une phase de multiplication cellulaire très active et les aspects typiques des ovarioles et des lobes testiculaires sont acquis dès la mue nymphale.

TABLEAU I



L'augmentation de taille des ovarioles des femelles se manifeste pendant toute la vie nymphale ; elle résulte, à la fois, de l'augmentation régulière du nombre des ovocytes et de l'augmentation de leur taille. L'aspect régulier et « en chaîne » des ensembles ovocyte-trophocytes successifs n'est pas troublé par la brève phase de dégénérescence d'un ou 2 de ces ensembles (pour chaque ovariole) entre les 4^e et 5^e jours de la vie nymphale (pycnose initiale). La vitellogenèse efficace des derniers jours de la vie nymphale est rapidement suivie de la mise en place du chorion. Vitellogenèse et mise en place du chorion se poursuivent chez l'adulte jusqu'à l'apparition des phénomènes de pycnose précédant de peu la mort lorsque les conditions d'élevage et de vie des adultes ont été optimales (pycnose terminale).

Pour les mâles, la méiose commence au dernier stade larvaire et les premiers cystes de jeunes spermatozoïdes normaux apparaissent dès l'immobilité prénymphale.

Les premiers cystes atypiques sont, comme chez *Bombyx mori*, présents au moment de la mue nymphale. Leur proportion, initialement très faible (1 à 4 p. 100 lors de la mue nymphale) augmente et atteint 50 p. 100 à la mue imaginale. Ils prédominent d'autant plus chez l'adulte que les spermatozoïdes normaux sont ou ont été évacués par les spermiductes.

Notons que même dans les conditions optimales la majeure partie des gonies produites pendant la seconde moitié de la vie nymphale a très peu de chances d'évoluer correctement, les spermatozoïdes apyrènes devenant de plus en plus nombreux et les ovocytes étant atteints par les mécanismes de destruction correspondant à la pycnose terminale.

Enfin la partie utile des multiplications goniales est encore diminuée lors d'une sous-alimentation telle qu'un jeûne protidique ou un jeûne absolu larvaire. La phase pycnotique terminale des femelles est avancée et peut, dans le cas d'un jeûne absolu sévère, correspondre à 50 heures d'alimentation au dernier stade, intervenir avant qu'aucun ovocyte n'ait terminé sa vitellogenèse. Chez les mâles, les spermatozoïdes atypiques deviennent très rapidement prédominants.

II. — ESSAIS DE MODIFICATION DE L'ÉVOLUTION

Pour les deux sexes, la destruction des gamètes tardifs peut provenir soit d'un défaut dans les mécanismes initiaux soit d'une carence dans les processus terminaux de leur formation. Un désaccord organisme/gonade produit expérimentalement pourrait permettre un choix entre ces deux hypothèses. Ce désaccord expérimental organisme/gonade paraît extrêmement difficile à obtenir :

— les ralentissements du dernier stade larvaire par rétention de soie ou ligature apparaissent totalement inefficaces;

— les greffes asynchrones réalisées chez les mâles de *Bombyx* par MACHIDA montrent que le testicule « obéit » à l'organisme et, par exemple, se met en attente s'il est greffé sur un organisme juvénile. Les quelques contrôles que nous avons réalisés sur *Galleria* confirment cette liaison étroite;

— les greffes asynchrones sur femelles et quelques greffes hétéro-sexuelles donnent des résultats encore très fragmentaires.

Le tableau 2 réunit les résultats de deux groupes d'essais, les 4 premières séries correspondant à des greffes d'ovaires entiers, greffes synchrones (ALLÉGRET et PANON, 1969) et asynchrones (ALLÉGRET, 1969) et les deux dernières à des implantations de la fraction apicale seule (germarium et premiers groupes ovocyte-trophocytes) d'ovaires de nymphes et d'imagos. Pour ces deux dernières séries les greffes sont faites sur des larves du dernier stade qui ont été alimentées dans les conditions optimales et manifestent la modification de leur comportement correspondant à la « montée ». L'accord greffon-organisme qui s'était remarquablement rétabli dans nos premières séries de greffes asynchrones ne se retrouve pas aussi parfait :

— dans bon nombre de cas, des ovocytes qui, par leur place au sommet de l'ovariole étaient voués à la destruction, se sont montrés capables de réaliser une vitellogenèse parfaite;

TABLEAU 2

Série	Type de la greffe		Contrôle sur l'imago sortant de la mue imaginale					Pycnose 4-5 ^e jour de vie nymph.
	Greffon	Hôte	Nombre	Anomalies du germarium	Ovocytes et vitellogen.	Nombre des œufs chorionnés	Pycnose anormale	
1	Ov. entier L montée	L ♀ m.	16	0	+++	60 ($\pm$ 35)	0	+
2	Ov. entier L montée	L ♂ m.	11	0	+	0-27	0	+
3	Ov. entier L montée	L ♀ dml	19	0	+++	97 ($\pm$ 48)	0	+
4	Ov. entier L dml.	L ♀ m.	16	0	+++	57 ($\pm$ 39)	0	+
5	Germarium Ny. 5 j	L ♀ m.	18	4	+	0-10	10	?
6	Germarium Imago 1 ^{er} j	L ♀ m.	31	8	+	0-49	18	?

— dans bon nombre de cas aussi le germarium présente un aspect entièrement normal et a produit un grand nombre d'ovocytes.

Ces deux observations tendraient à prouver que le germarium a gardé chez l'adulte son efficacité bien que son rôle soit normalement nul.

Mais la vitellogenèse reste faible et le nombre des œufs chorionnés réduit dans de nombreux cas. Le germarium montre parfois un aspect anormal malgré le milieu favorable offert par l'hôte ou même disparaît. Enfin les ovocytes en cours de croissance sont souvent irréguliers et de nombreux cas de pycnose apparaissent. La succession rapide d'ovocytes bien formés et d'éléments pycnotiques laisse supposer que le développement des premiers s'est réalisé dans la première partie du stade nymphal et que l'évolution des suivants a été bloquée par la phase normale de destruction des 4^e et 5^e jours, cette phase restant à étudier de façon très précise.

CONCLUSION

La multiplication des gonies est, pour les deux sexes de *Galleria*, étalée sur une période longue et surabondante car sa première partie se montre seule, normalement utile. On peut penser que cette activité initiale se réalise malgré d'assez larges variations du milieu intérieur alors que les opérations suivantes, vitellogenèse ou méiose et spermiogenèse ont des exigences bien plus précises.

La destruction progressive et continue des spermatozoïdes apyrènes diffère complètement des phases de destruction des ovocytes mais dans les deux cas une altération initiale des gonies paraît peu probable : Les greffes d'organes âgés sur des organismes juvéniles peuvent permettre une évolution normale de cellules sexuelles qui seraient vouées à la destruction (spermatozoïdes apyrènes et pycnose terminale).

Enfin vitellogenèse et spermiogenèse correspondent à des mécanismes cellulaires et biochimiques trop différents pour qu'un parallèle même superficiel soit possible mais, dans les deux cas, la destruction de gamètes imparfaits paraît dépendre de conditions humérales défavorables et les matériaux que libèrent ces processus de destruction ont peut-être un rôle pour l'organisme.

SUMMARY

PERIODS OF APPARENT FUNCTIONING AND REAL EFFECTIVE FUNCTIONING OF THE GONADS IN LEPIDOPTERA

The author emphasizes the difficulties encountered in establishing a diagram of gonad functioning in Lepidoptera. He briefly describes the normal functioning of the female gonads in *Galleria mellonella*, then gives the results of some series of grafts and some tests carried out between 1966 and 1969, the aim of which was to disprove the correspondance noticed between the functioning of the female gonads and the physiological state of the organism.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALLÉGRET P., 1966. Observations et données expérimentales sur le fonctionnement des ovaires chez l'adulte de *Galleria mellonella* L. (Lépidoptère Pyralide). *C. R. Soc. Biol.*, **160**, 1939-1942.
- ALLÉGRET P., 1968. Action de l'alimentation larvaire sur le fonctionnement ovarien chez un Lépidoptère *Galleria mellonella* L. (Pyralide). *C. R. Soc. Biol.*, **162**, 971-975.
- ALLÉGRET P., PANON G., 1969. Essai d'étude quantitative du fonctionnement ovarien par la technique des greffes chez le Lépidoptère Pyralide *Galleria mellonella* L. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **268**, 397-400.
- ALLÉGRET P., 1969. Étude du fonctionnement ovarien par l'utilisation de greffes asynchrones d'ovaires sur des larves femelles non castrées du Lépidoptère Pyralide *Galleria mellonella* L. *C. R. Acad. Sci.* Paris, **269**, 2132-2135.
- EIDMANN H., 1931. Morphologische und physiologische Untersuchungen am weiblichen Genitalapparat der Lepidopteren. II. Physiologischer Teil. *Z. angew. Entomol.*, **18**, 57-112.
- MACHIDA J., 1929. Eine experimentale Untersuchung über die apyren Spermatozoen des Seiden-spinners *Bombyx mori*. *Z. Zellforsch.*, **9**, 466-510.
- MEVES F., 1903. Ueber oligopyrene und apyrene Spermien und ihre Entstehung nach Beobachtungen an *Paludina* und *Pygaera*. *Arch. mikros. Anat.*, **61**, 1-80.
- ZYLBERBERG L., 1963. Évolution d'une lignée de Spermatozoïdes atypiques au cours de la spermatogénèse chez *Pieris brassicae* L. (Lépidoptère). *Ann. Sci. Nat. Zool.*, Paris, 12^e S. **5**, 491-499.

DISCUSSION

LAVIOLETTE : *Les spermatozoïdes atypiques étudiés chez Galleria méritent-ils la dénomination d' « apyrènes », eu égard à leur richesse en substance Feulgen positive ?*

— Le terme « apyrène » n'est certainement pas bien choisi, il a été utilisé par les premiers auteurs. Les travaux plus récents utilisent « spermatozoïdes atypiques » qui est bien vague car l'évolution réelle du noyau reste à préciser.

Quelle est l'évolution ultime des cystes qui s'engagent dans la voie de cette différenciation ?

— Il est admis que les cystes atypiques sont détruits. Comme on ne les retrouve ni dans les spermiductes ni dans les vésicules séminales les phases terminales de destruction devraient être nombreuses dans les lobes testiculaires. Pourtant, dans les frottis, elles ne sont pas évidentes. Une étude de l'ensemble des cystes atypiques par les techniques électroniques serait très souhaitable.

LINTS : *Vous nous avez montré qu'il était possible de diminuer drastiquement la fécondité de vos femelles en rapprochant ce que vous avez appelé les périodes de destruction totale, et plus précisément en soumettant vos individus à un régime carencé. Avez-vous essayé d'augmenter cette fécondité en accroissant la distance entre les périodes de destruction ? Par exemple en soumettant les différentes phases de vie à des températures inférieures à celles que vous avez utilisées. A ce propos, qu'elle était la température et les conditions d'élevage de vos Galleria ?*

— Les variations de température me paraissent peu susceptibles d'augmenter l'efficacité de l'ovaire en prolongeant la période utile de vitellogenèse. Nos élevages

sont conduits à 30°, température qui paraît favorable à la régularité du développement larvaire, à l'état sanitaire et à la fécondité.

Les élevages de *Galleria* peuvent être réalisés de 20 à 35 ou 36°. Les temps sont beaucoup plus longs pour les basses températures et à peine plus courts pour les températures maximales. Le rapport des périodes efficaces aux durées des derniers stades (larvaires, nymphal et imaginal) me paraît rester du même ordre pour les diverses températures.

Un allongement de la période d'activité larvaire de l'ovaire peut être observé dans le cas des chenilles à mue surnuméraire qui peuvent atteindre un poids élevé (350 et même 400 mg contre 220-230 mg en moyenne pour les chenilles normales). Ces nymphes issues de ces larves sont volumineuses et les imagos ont une fécondité maximale en valeur absolue. Mais ce gain de fécondité est plus apparent que réel et correspond à une masse plus grande de réserves. Le calcul d'un indice de fécondité (rapport du nombre d'œufs au poids de la nymphe) montre des valeurs comparables à celles obtenues dans le cas normal.

LEGAY : *Avez-vous fait des expériences de castration unilatérale technique qui pourrait répondre en partie à la question de Mr LINTS?*

— Les castrations unilatérales n'ont pas été réalisées en grandes séries. (Il en est de même pour les castrations bilatérales suivies de réimplantation d'un ovaire.)

Une réponse partielle peut être donnée par l'observation d'un certain nombre de cas de réduction spontanée du nombre des ovarioles : certains sujets ont 6 (ou parfois 7) ovarioles au lieu de 8. Ces sujets à nombre restreint d'ovarioroles ont, à la mue imaginale, un nombre d'œufs chorionnés comparable à celui des sujets normaux. L'activité individuelle des ovarioroles a été augmentée.

Avez-vous des renseignements quantitatifs sur la concurrence trophique qui résulte de l'implantation d'un ovaire supplémentaire (greffe synchrone)?

— Oui. Les données numériques publiées en 1969 montrent que l'ovaire greffé a diminué d'environ 15 p. 100 le nombre des œufs chorionnés produits par les ovaires normaux au moment de la mue imaginale.

Le nombre des œufs chorionnés produits par les trois ovaires ou par les deux ovaires seulement des témoins chirurgicaux reste le même.

Dans le cas d'une greffe synchrone y a-t-il une réaction symétrique des deux ovaires primaires?

— Oui, les deux ovaires primaires sont égaux et l'ovaire greffé est toujours moins développé que les ovaires primaires.

De multiples facteurs peuvent expliquer ce moindre développement de l'ovaire greffé : choc opératoire, position dans la partie antérieure de l'abdomen et, surtout, moindre développement du système trachéen.

DARJO : *Est-ce que l'augmentation du nombre des vitellogénèses réussies dans le cas de femelles à stade larvaire supplémentaire concerne des individus ayant subi une implantation de C. allata?*

— Nous n'avons pas utilisé d'implantations de *corpora allata*. Les mues surnuméraires dont j'ai fait état sont spontanées, le nombre de mues larvaires de *Galleria*

ne peut pas être considéré comme fixe. La différence entre « chenilles normales » et « chenilles à mue surnuméraire » peut être ainsi schématisée :

pour les larves femelles normales, l'avant-dernière mue larvaire survient pour un poids d'environ 12 à 15 mg et la dernière entre 50 et 70 mg, le poids maximal de la larve sera alors de 200 à 240 mg;

pour les larves dites « à mue surnuméraire » une mue a lieu vers 8-10 mg ; elle est suivie de deux mues larvaires, l'une entre 25 et 35 mg et l'autre (d. m. l.) entre 75 et 100 mg. Le poids maximal de la larve est alors nettement plus élevé que pour la première série (320 à 380 mg). Le développement larvaire a comporté un stade supplémentaire au moins et il a été plus long.

LEFEUVRE : *Avez-vous remarqué une coïncidence entre la phase de pycnose du 5^e jour et des changements importants dans l'histogénèse des genitalias ou des ébauches alaires?*

— Ces points particuliers n'ont pas été étudiés mais divers travaux du laboratoire (ceux de BARBIER pour le tégument et de LE GARFF pour les tubes de Malpighi en particulier) montrent l'importance des remaniements nymphaux à ce moment : le tégument imaginal se met en place, les tubes de Malpighi larvaires ont régressé et le dispositif imaginal s'ébauche, le tissu adipeux et le système trachéen sont en transformation.

PLANTEVIN : *A propos de la « phase critique » du 3^e, 4^e jour de la nymphose chez Galleria mellonella, il faut ajouter les modifications profondes du tube digestif tant sur le plan morphologique (raccourcissements et rétrécissement) que sur le plan histologique (érosion profonde des cellules épithéliales). Puis un nouvel épithélium à cellule très développée se met en place.*

— M. PLANTEVIN m'excusera de ne pas avoir cité le tube digestif que j'ai trop tendance à négliger car son rôle est bien réduit chez l'adulte.

LEFEUVRE : *Quels sont les résultats de l'implantation de corpora allata?*

— Je n'ai pas d'essais personnels et l'influence sur la vitellogenèse est reconnue comme nulle.

PLANTEVIN : *Des expériences d'implantation de corpora allata ont été faites par SEHNAL : la période où de telles implantations sont efficaces va du 2^e au 3^e jour du dernier stade larvaire jusqu'au filage du cocon. Il en est de même en ce qui concerne les injections d'hormone juvénile où la période de début du filage est très « sensible ». Par contre le stade nymphal est moins « sensible ».*

— Il me semble que SEHNAL a noté une conservation de l'aspect larvaire des gonades lors des implantations précoces.

BITSCH : *A propos de la pycnose initiale, ne pensez-vous pas qu'il y ait une relation entre la vitellogenèse dans les ovocytes proximaux et la dégénérescence des ensembles voisins d'ovocytes et trophocytes?*

— Dans la pycnose initiale, les premiers ovocytes mis en place dans les gaines dégénèrent seuls à un moment où il n'y a pas encore eu de vitellogenèse complète. Je ne vois pas comment relier cette dégénérescence, très localisée dans le temps, à

l'accroissement des ovules proximaux qui continue et à la vitellogenèse efficace qui aura lieu après.

RAABE : *La dégénérescence terminale dépend-elle de l'accouplement, d'autres facteurs?*

— La dégénérescence terminale intervient pour limiter le nombre des œufs produits par la femelle dès que l'une des conditions de vie n'est plus « optimale ».

Le retard de l'accouplement, la vie de la femelle en milieu sec, la rétention de la ponte, par exemple, amènent une limitation de la production des œufs par extension de la pycnose terminale.

Mais ceci ne veut pas dire qu'elle apparaît plus tôt que dans les conditions optimales. Chez une femelle vierge, par exemple, dont la longévité est maximale elle pourra apparaître plus tard que chez une femelle rapidement fécondée et qui aura eu une production d'œufs totale nettement plus forte.

MODIFICATIONS APPORTÉES A LA PONTE DES OUVRIÈRES ET DES FEMELLES CHEZ LA FOURMI *DOLICHODERUS QUADRIPUNCTATUS* PAR DES IRRADIATIONS GAMMA

C. TOROSSIAN et R. CAUSSE

Laboratoire d'Entomologie, Faculté des Sciences,
31 - Toulouse

Station de Zoologie,
Centre de Recherches d'Avignon, I. N. R. A.,
84 - Montfavet

RÉSUMÉ

Des expériences sur ouvrières de *D. quadripunctatus* soumises à l'action de diverses doses de rayons gamma ont montré un arrêt de la fécondité et ont abouti à une stérilité définitive. Les femelles de la même espèce offrent une grande résistance aux rayons gamma, leur mortalité pour les doses moyennes de 5 000 à 50 000 rads restant faible. Toutefois, la longévité est très diminuée, particulièrement pour les doses dépassant 50 000 rads (le seuil de résistance étant situé entre 50 000 et 75 000 rads). La fécondité de ces femelles est réduite à un niveau résiduel, les œufs déposés étant tous abortifs.

Une autre série d'expériences destinées à perturber l'équilibre entre ouvrières et femelle de la société montre que lorsque la reine seule est irradiée, les ouvrières commencent à pondre, même si la reine continue à pondre.

L'irradiation à faibles doses des ouvrières les rend stériles mais si elle est suivie de l'introduction de jeune couvain, il est possible d'obtenir des ouvrières, des femelles et même quelques femelles ailées.

INTRODUCTION

Rappel du cycle biologique

(TOROSSIAN, 1966, 1967 c, d, 1968 d)

Dolichoderus quadripunctatus est une fourmi arboricole méso-européenne ; on la rencontre communément aux environs de Toulouse, dans les galles de cynipidae du chêne, abandonnées par leur hôte primaire.

Cette espèce constitue des colonies polycaliques, c'est-à-dire qu'il existe une colonie centrale hébergeant la Reine unique, et des colonies périphériques, disposées en couronnes plus ou moins régulièrement concentriques autour de la colonie centrale. Ces colonies secondaires sont constituées uniquement d'ouvrières. Elles entretiennent entre elles et la colonie centrale d'excellentes relations qui s'accompagnent très souvent d'échanges de populations tant adultes, que larvaires. Il existe même une véritable transhumance de fourmis qui se regroupent l'hiver en quelques très grosses colonies.

Fondamentalement on rencontre donc 2 types de colonies :

- la colonie avec Reine, colonie centrale qui produit la totalité des ouvrières (TOROSSIAN, 1967 e, 1968 c, 1967 d) ;
- les colonies d'ouvrières, susceptibles d'évoluer sans relation avec d'autres colonies, et qui donnent naissance à une ou plusieurs générations de mâles (TOROSSIAN, 1968 a, 1968 b).

Les « gynes » (ou femelles ailées) apparaissent toujours en petit nombre dans des colonies d'ouvrières, à partir d'œufs fécondés pondus par une reine.

Il existe en outre une inhibition totale de la ponte des ouvrières en présence de leur reine (d'ordre phéromonal et sensoriel) (TOROSSIAN, 1968 c).

Intérêt biologique de Dolichoderus quadripunctatus

Dolichoderus quadripunctatus constitue un matériel de choix pour l'étude de la ponte des ouvrières et du mécanisme inhibiteur exercé par les reines (femelle > ouvrières).

Par ailleurs, bien que la production de femelles ailées soit très faible, l'existence d'un cycle de couvaison unique et très net, se déroulant en entier pendant la saison chaude, fait de cette fourmi un matériel tout aussi intéressant pour l'étude du déterminisme de la caste femelle.

a) Irradiations de colonies d'ouvrières

1. Longévité et résistance aux radiations.

Au cours de précédentes recherches, TOROSSIAN et CAUSSE (1967) (1968), TOROSSIAN (1970), nous avons étudié la résistance aux irradiations et la longévité de colonies d'ouvrières irradiées au moyen de rayons γ .

Rappelons que les irradiations ont été effectuées avec des irradiateurs au ^{60}Co de 2 000 Ci, avec un débit de dose de l'ordre de 1 000 rads/mn, soit au Service de Radioagronomie de Cadarache, soit au laboratoire I. N. R. A. de Montfavet.

Conditions de l'expérience.

Vingt-neuf colonies d'ouvrières constituées par des colonies de 100 à 200 ouvrières orphelines, récoltées avant la reprise d'activité générale sont utilisées. Les ouvrières sont réparties en 2 lots de 12 et 11 colonies qui recevront les irradiations γ aux doses comprises entre 2 500 et 150 000 rads. Un lot de 6 colonies qui ne recevront aucune irradiation constitue le *lot témoin*.

Résultats.

Les résultats de ces expériences sont figurés dans le tableau 1 à partir duquel nous avons tracé la figure 1.

TABLEAU I

Tableau exprimant la longévité des colonies d'ouvrières irradiées

Dose en Rads	2 500	5 000	10 000	12 500	25 000	50 000	75 000	100 000	150 000	Témoins : (T ₁) (T ₂) (T ₃)
1 ^{re} série (rayons γ)										28,5-74
				17,2-41	18,5-44	16-45	13,25-29	9-20	3,75-9	29,5-81
				18,5-48	16,0-39	15,4-38	12,5-25	9-24	4,5-9	30-81
2 ^e série (rayons γ)	20-68	20-42	15-52	13-42	17,4-48	15-35		6-16		40-71
	30-71	11-48	13,2-35	17-42						42-65
										32-58

Sur la première ligne horizontale sont figurés les irradiations (en Rad).

Les autres lignes horizontales expriment les résultats individuels. Dans la dernière colonne de droite sont figurés les résultats des expériences témoins. Pour chaque expérience, nous avons indiqué 2 chiffres :

- le 1^{er} exprime la DL₅₀, (c'est-à-dire le temps exprimé en jours au bout duquel la moitié de la population initiale a disparu) ;
- le 2^e chiffres exprime la DL₁₀₀, c'est-à-dire le temps exprimé en jours au bout duquel la dernière ouvrière de la colonie est morte.

Discussion.

Rappelons (TOROSSIAN 1970) que ces expériences font apparaître 3 types de réponses :

— *Zone A* : aux valeurs très élevées de 75 000, 100 000 et 150 000 rads, il y a proportionnalité directe entre la dose de rayonnement reçue et la mortalité, comme le montre statistiquement l'étude du coefficient de corrélation (R) de BRAVAIS PEARSON et (Z) de FISCHER (cf. TOROSSIAN (1970)).

— *Zone B* : entre 5 000 et 50 000 rads, les points sont encore alignés (corrélation positive), mais leur répartition prouve que les ouvrières irradiées réagissent de façon très voisine, aux diverses valeurs d'irradiations.

— *Zone C* : enfin les Témoins et les colonies ayant reçues 2 500 rads se regroupent dans une aire plus vaste nettement séparée des 2 zones précédentes. (L'analyse statistique révèle qu'il n'existe pas de corrélation entre les points.)

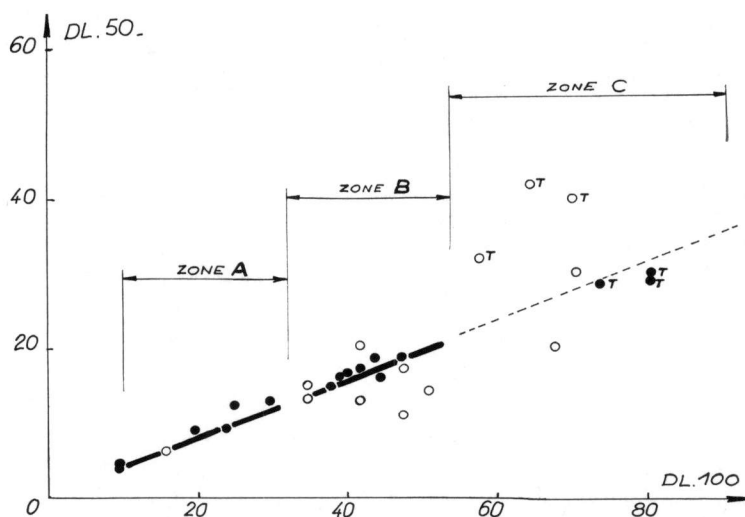


FIG. 1. — Courbe exprimant la mortalité des colonies d'ouvrières irradiées
 les ronds noirs (●) représentent les expériences de la 1^{re} série
 les ronds blancs (○) représentent les expériences de la 2^e série
 les témoins sont figurés par la lettre T

2. Modifications apportées à la fécondité.

Nous avons figuré dans un tableau (tabl. 2) les résultats obtenus.

Rappelons que nous définissons la fécondité par le rapport :

$$QR = \frac{\text{nombre d'œufs}}{\text{nombre d'ouvrières (au début de l'expérience)}}$$

Discussion.

L'examen de ces résultats fait apparaître sans qu'il soit nécessaire d'avoir recours à une représentation graphique la très grande différence entre les QR des

TABLEAU 2

Tableau exprimant la fécondité des colonies d'ouvrières irradiées

$$\text{(rapport QR = } \frac{\text{nombre œufs}}{\text{nombre d'ouvrières présentes au début de l'expérience.}}$$

Nous avons figuré le nombre d'œufs, le nombre d'ouvrières présentes dans la colonie au début de l'expérience, ainsi que la valeur du rapport QR)

QR = $\frac{\text{Nbre œufs}}{\text{Nbre ouv.}}$	Dose en Rads									
	2 500	5 000	10 000	12 500	25 000	50 000	75 000	100 000	150 000	Témoins : (T ₁) (T ₂) (T ₃)
Série I rayons γ				3/107 = 0,028	5/200 = 0,025	6/170 = 0,035	pas de ponte	pas de ponte	pas de ponte	210/169 = 1,243
				2/116 = 0,017	6/172 = 0,035	pas de ponte	3/114 = 0,026	pas de ponte	pas de ponte	190/125 = 1,520
Σ = M =				= 0,045 = 0,022	= 0,060 = 0,030	= 0,035	= 0,026 = 0,026		= 4,778 = 1,592	260/129 = 2,015
Série II rayons γ	22/161 = 0,137	43/138 = 0,312	9/61 = 0,147	3/123 = 0,024	3/110 = 0,027	pas de ponte		pas de ponte		115/110 = 1,045
	32/146 = 0,219	12/162 = 0,074		3/162 = 0,018	2/103 = 0,019	pas de ponte				160/73 = 2,191
Σ = M =	= 0,356 = 0,178	= 0,386 = 0,193	= 0,147 = 0,147	= 0,042 = 0,021	= 0,046 = 0,023				= 4,075 = 1,358	110/131 = 0,839

colonies de référence (QRT) et ceux des colonies traitées. La très faible valeur de ces derniers ($QR_m = 0,076$) prouve que :

- la stérilité est quasi totale ;
- cette faible fécondité est une fécondité résiduelle ;
- la stérilité est définitive (aucun œuf n'apparaissant plus après les premiers jours qui suivent l'irradiation quelle que soit la dose reçue (entre 2 500 et 75 000 rads) ;
- pour les très fortes irradiations ($\leq 75\ 000$ rads) il n'existe même plus la très faible fécondité résiduelle.

3. Devenir des œufs pondus par des ouvrières irradiées.

Les œufs pondus par les ouvrières irradiées n'ont jamais évolué, quelques heures ou quelques jours après l'irradiation, les œufs se ratatinent et prennent un aspect frippé.

Finalement, tous les œufs irradiés sont donc sans aucune exception des œufs abortifs.

b) Irradiation de colonies avec femelles (reines irradiées seules).

1. Longévité et résistance des femelles aux radiations.

Conditions de l'expérience.

Les reines de 13 colonies ont été irradiées à des doses variant entre 5 000 et 100 000 rads. Immédiatement après l'irradiation (effectuée avec un débit de dose de l'ordre de 1 000-1 200 rads/mn) les femelles sont aussitôt replacées dans leurs colonies respectives.

Un lot de 6 colonies dont les femelles ne subissent aucune irradiation constituent le lot témoin.

Résultats.

Les résultats de nos différentes expériences d'irradiation sont regroupés dans le tableau suivant (tabl. 3).

Discussion.

La longévité moyenne des femelles traitées (moyenne calculée sur la totalité des irradiations) fait apparaître la valeur de 55,91 jours contre la valeur de 167 jours — au moins ⁽¹⁾ — pour les témoins.

Si l'on considère les résultats individuels, il apparaît, outre une certaine hétérogénéité imputable au petit nombre d'individus irradiés, un groupement des résultats. En particulier on peut tout d'abord considérer un premier groupe, constitué par les individus ayant subi les irradiations de 5 000-10 000 et 50 000 rads (moyenne 69, 28 jours (écart type = 18,3, ($C^t V = 26,41$ p. 100) moyenne des témoins : 167 jours (écart type = 5,62 = $C^t V = 3,35$ p. 100)).

On peut distinguer un 2^e groupe, ayant subi des irradiations aux valeurs de 75 000 et 100 000 rads.

(moyenne : 36, 16 jours, écart type = 8,7 $C^t V = 24,06$ p. 100).

Interprétation statistique.

Pour estimer la validité de nos conclusions dans cette expérimentation nous avons fait l'analyse et la comparaison de la variance, pour les 3 séries d'expériences.

⁽¹⁾ Cette valeur de 167 jours est une valeur minimale, car dans la 1^{re} série d'expériences, arrêtée après 172 jours, les témoins étaient toujours en vie.

Si nous désignons par m_1 l'expérience témoin, par m_2 l'expérience d'irradiation à dose moyenne et faible, et par m_3 l'expérience d'irradiation à dose élevée, il vient :

$$t(m_3 - m_1) = 28,37\ 455 \quad (1)$$

$$t(m_2 - m_1) = 3,44\ 806 \quad (2)$$

$$t(m_1 - m_3) = 10,74\ 517 \quad (3)$$

Les valeurs de t au seuil de 1 p. 100 lues dans la table sont respectivement :

$$\text{pour } t(1) = 3,169 \text{ (d.d.l.} = n - 2\text{)}.$$

$$\text{pour } t(2) = 3,106 \text{ (d.d.l.} = n - 2\text{)}.$$

$$\text{pour } t(3) = 3,106 \text{ (d.d.l.} = n - 2\text{)}.$$

La valeur de $t(2)$ est donc très significative au seuil de 1 p. 100.

Les valeurs de $t(1)$ et $t(3)$ sont très hautement significatives au seuil de 1 p. 1 000.

TABLEAU 3

Longévité et la fécondité des femelles irradiées

Le chiffre entre parenthèses exprime la fécondité (nombre d'œufs)

Longévité en j Nombre d'œufs	Rads						Témoins
	5 000	10 000	25 000	50 000	75 000	100 000	
1 ^{re} série Rayons γ				74 (0)	34 (50)	25 (0)	172 — (150)
				112 (40)	30 (qqe ω)	34 (28)	172 — (140)
2 ^e série Rayons γ	52 (13)	48 (20)	65 (1)		52 (30)		175 — (140)
	58 (10)		76 (15)		42 (10)		160 — (130)
							165 (130)
							162 (120)
Longévité ♂	110	48	141	186	158	59	1 006
m	55	48	70,5	93	39,5	29,5	167
Fécondité ♂	23	20	19	40	90	28	780
m	11,5	20	9,5	20	22,5	14	130
Devenir des œufs de femelles irradiées	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ev → ♂

Ab = abortifs ; Ev = évolutifs

Nous pouvons donc admettre que les 3 séries d'expériences sont significativement différentes.

Il est donc prouvé que les femelles de *Dolichoderus quadripunctatus* ont une grande résistance aux radiations γ , qui se traduit par une relative insensibilité aux

doses « moyennes » comprises entre 5 000 et 50 000 rads : quelles que soient les doses de radiations, entre ces valeurs extrêmes, la mortalité reste à peu près identique.

La longévité est en revanche écourtée de façon significative lorsque l'on considère les valeurs supérieures à 50 000 rads.

Il semble donc que la valeur limite se situe entre 50 000 et 75 000 rads.

Ce résultat est à rapprocher de la valeur trouvée pour les irradiations d'ouvrières. Il est curieux et très intéressant de remarquer que tant l'ouvrière que la femelle présentent le *même seuil de longévité*.

2. Modifications apportées à la fécondité.

Le tableau précédent rend compte également de la fécondité des femelles irradiées.

Les moyennes pour chaque irradiation se situent entre 9,5 et 22,5 œufs, alors que les témoins sont de l'ordre de 130 œufs.

(moyenne $m = 16,92$ œufs — moyenne témoin : $m t = 130$ œufs).

Il ne semble pas exister de différences nettes entre les différents taux d'irradiations (cf. tableau moyenne des fécondités).

En revanche l'existence d'une fécondité faible mais constante (fécondité résiduelle de l'ordre de 10 p. 100 peut s'expliquer aisément si l'on considère que les individus irradiés sont des femelles fécondées pondueuses, c'est-à-dire des individus, qui possèdent un grand nombre de gaines ovariennes. L'irradiation affecte de façon définitive l'ovaire, mais les œufs mûrs, bien qu'irradiés, sont tout de même pondus. Comme il existe un plus grand nombre de gaines ovariennes que chez l'ouvrière, la fécondité résiduelle est forcément plus élevée.

Bien qu'apparemment différente, la fécondité des femelles et des ouvrières peut donc être considérée comme étant du même ordre.

3. Devenir des œufs pondus par les femelles irradiées.

Les œufs pondus par les femelles irradiées ne se sont jamais montrés capables d'évoluer. Dès leur émission ils sont d'apparence normale, mais très rapidement ils prennent un aspect frippé. Le chorion est enfoncé par endroits, la transparence de l'œuf est modifiée. *Ces œufs sont sans aucune exception des œufs abortifs.*

L'irradiation, affecte donc totalement et irrémédiablement la ponte des femelles et les œufs pondus après irradiations ne peuvent pas évoluer.

c) Interactions femelles $\rightleftharpoons$ ouvrières.

Nous avons complété les expériences d'irradiations par de nouvelles séries d'expériences dans lesquelles on a cherché à perturber l'équilibre existant dans la société entre femelle et ouvrière.

On sait (TOROSSIAN, 1966, 1967 d, 1967 e, 1968 a, 1968 b) que normalement les 2 catégories de femelles de la société de *Dolichoderus quadripunctatus* : les ouvrières d'une part, la femelle d'autre part sont fécondes.

Les ouvrières sont des femelles, stériles chez certaines espèces, fertiles chez d'autres (en particulier chez *Dolichoderus quadripunctatus*).

La fécondité individuelle des ouvrières lorsqu'elle existe est considérablement plus faible que celle de la reine, mais si l'on considère l'ensemble de la population,

il existe finalement un « ovaire social » énorme, au moins comparable à celui de la reine. Cependant il existe un antagonisme entre ces 2 ovaires car en présence d'une femelle fondatrice fécondée désailée en bon état physiologique, les ouvrières ne pondent jamais. Nous avons établi (TOROSSIAN, 1968 a) que, lorsqu'elles sont éloignées de leur reine, les ouvrières de la colonie pondent normalement des œufs qui donnent naissance à des mâles ; « l'ovaire royal » contrôle donc la ponte de la colonie. Le mécanisme inhibiteur est mixte : d'ordre phéromonal et sensoriel (cf. (TOROSSIAN, 1966, 1968 c).

Nous avons donc essayé de perturber cet équilibre naturel en réalisant 3 types d'expériences :

- femelle irradiée seule, remplacée dans la colonie ensuite ;
- femelle + ouvrières irradiées ;
- ouvrières irradiées seules (femelle non irradiée).

1^{re} série d'expériences : la reine est irradiée seule.

L'irradiation se fait en 1 seule fois, elle est de valeur variable, comprise entre 5 000 rads et 100 000 rads. Après irradiation la reine est aussitôt réintroduite dans sa colonie.

Nous avons décrit plus haut les effets des irradiations, tant sur la longévité que sur la fécondité. La fécondité de la reine diminue dans une proportion considérable et peut parfois être suivie d'une légère reprise avant l'arrêt total et définitif de la ponte de la reine.

Dans le même temps, les ouvrières de la colonie commencent à pondre. Il est possible par la méthode biométrique d'identifier sûrement la nature des œufs présents dans la colonie, œufs de reine ou œufs d'ouvrières (cf. TOROSSIAN, 1966). Nous pouvons donc affirmer avec certitude, que les œufs pondus au plus tôt le 4^e jour après l'introduction de la femelle irradiée, sont des œufs d'ouvrières.

Il existe donc dans la colonie un état absolument nouveau : les ouvrières pondent en présence de leur reine, même si la reine continue à pondre. Cette dernière reste toujours l'objet des soins attentifs des ouvrières (cf. TOROSSIAN, 1967 b), mais elle n'est plus capable d'inhiber la ponte de ses ouvrières. Par la suite et très rapidement, sa fécondité déjà fortement diminuée sera définitivement stoppée, alors que dans le même temps les ouvrières continueront à pondre des œufs qui évolueront en larves et nymphes et donneront finalement naissance à des mâles (cf. TOROSSIAN et CAUSSE, 1967, 1968).

Au moyen de l'irradiation γ , nous obtenons donc, expérimentalement et pour la première fois, la ponte simultanée des ouvrières et des reines, et finalement la levée de l'inhibition de la ponte des ouvrières en présence de leur reine.

2^e série d'expériences :

Dans cette deuxième série d'expériences nous avons irradié à des doses variant entre 5 000 et 100 000 rads, la totalité de la population adulte de diverses colonies de *Dolichoderus quadripunctatus* (femelle + ouvrières).

1^{er} cas : fortes irradiations (≥ 75 000 rads).

Ces taux d'irradiations très élevés provoquent dans toutes les colonies une mortalité très importante et très rapide.

(Cf. tableaux précédents et fig. 1 à 4).

Aucune évolution n'est donc possible dans ces colonies.

2^e cas : irradiations comprises entre 5 000 et 50 000 rads.

Ces taux d'irradiations permettant une survie intéressante, nous avons pratiqué différentes expériences d'adoption de couvain à différents stades de leur développement.

a) *Expérience préliminaire* ; suppression de tout couvain dans la colonie (après l'irradiation). La colonie peut pondre quelques œufs, qui sont des œufs abortifs. Aucune évolution d'aucune sorte n'est décelable dans ces colonies, qui s'éteignent finalement sans avoir pu élever de couvain.

b) *Introduction d'œufs non irradiés* :

Principe : avant l'irradiation, les œufs présents dans la colonie (œufs pondus par la reine évoluant normalement en ouvrières (cf. TOROSSIAN, 1968 a) sont soigneusement dénombrés et retirés.

Après irradiation des ouvrières ils sont ensuite réintroduits.

La colonie incapable de pondre des œufs viables va donc élever ses propres œufs, non irradiés.

Résultats : dans une assez faible proportion, les œufs élevés donnent naissance à des ouvrières. Le faible rendement (relatif), s'explique vraisemblablement par la longueur du développement larvaire total (œufs → adultes) sensiblement voisine de la durée de vie moyenne des ouvrières faiblement irradiées. Le nombre des ouvrières en vie étant trop peu élevé ne permet pas vraisemblablement l'élevage complet du couvain dans de bonnes conditions.

c) *Introduction de jeune couvain (larves L_1 et L_2) en petit nombre* :

Principe : tout le couvain présent dans la colonie est prélevé avant l'irradiation. Après l'irradiation des adultes, 10 (L_1) et 10 (L_2) sont réintroduites dans la société.

La colonie ne pouvant donner naissance qu'à un petit nombre d'œufs abortifs va donc élever son propre couvain (larves aux stades L_1 et L_2) issus d'œufs de reine qui normalement donneront naissance à des ouvrières (cf. TOROSSIAN, 1966, 1968 a).

Résultats sans donner le détail des expériences (qui feront l'objet de mises au point ultérieures) signalons cependant que nous avons ainsi obtenu :

— dans certains élevages, une production de nymphes d'ouvrières et d'ouvrières ;

— dans d'autres élevages, une production de nymphes d'ouvrières et d'ouvrières, mais également une production de nymphes de femelles, et même de femelles ailées (avec également quelques grandes larves qui n'ont pas achevé leur développement),

— dans un petit nombre d'élevages enfin, nous avons pu obtenir quelques nymphes de femelles et des femelles ailées, ainsi que des larves âgées de grande taille n'ayant pas terminé leur développement (vraisemblablement des larves de femelles).

d) *Introduction de jeune couvain (larves L_1 et L_2) en nombre élevé :*

Cette expérience diffère de la précédente seulement par le nombre plus élevé de larves des stades L_1 et L_2 introduites (40 à 50 larves L_1 40 à 50 larves L_2).

Résultats : dans tous les élevages réalisés, le couvain introduit, ou bien évolue peu (reste aux stades larves L_3 ou L_4), ou bien donne naissance à des nymphes d'ouvrières, ou même à quelques ouvrières.

Nous n'avons jamais obtenu dans cette expériences des femelles ou des nymphes de femelles.

e) *Introduction de couvain âgé (L_3 - L_4) en petit nombre :*

Dans cette expérience, nous réintroduisons après irradiation 10 larves L_3 et 10 larves L_4 . Ces larves issues d'œufs fécondés de reine qui donneront normalement naissance à des ouvrières, seront élevées, comme précédemment, par une colonie stérilisée par irradiation γ .

Résultats : nous obtenons dans une proportion plus importante des nymphes d'ouvrières et des ouvrières. Nous n'avons jamais obtenu des nymphes de femelles ou des femelles.

f) *Introduction de couvain âgé (L_3 - L_4) en grand nombre :*

Cette expérience diffère de la précédente seulement par le nombre plus élevé de larves L_3 et L_4 introduites (50).

Résultats : les résultats obtenus sont identiques à ceux de l'expérience précédente. Seules les proportions de larves ayant achevé leur développement différent.

3^e série d'expériences :

Dans cette 3^e série d'expériences, nous avons irradié à faible dose (5 000 et 10 000 rads) la population ouvrière de la colonie. La reine ne subit aucune irradiation.

Nous réalisons ainsi la stérilité des ouvrières sans modifier en rien les potentialités de la reine qui s'exprimeront en une ponte abondante (ces œufs donneront naissance à des ouvrières (cf. TOROSSIAN, 1966).

Résultats.

a) *Cas général :* aucune introduction expérimentale de larves : la reine dès qu'elle est remise avec ses ouvrières reprend sa ponte. Les ouvrières ne pondent pas et élèvent le couvain produit qui donne naissance à des ouvrières.

Les jeunes ouvrières prennent la relève des vieilles ouvrières qui meurent précocement par suite de l'irradiation. La colonie évolue donc tout à fait normalement et produit des ouvrières.

b) *Introduction de couvain* quel que soit son stade et sa quantité, le couvain introduit puis élevé par les ouvrières est « noyé » dans le couvain issu des œufs pondus par la reine.

Nous obtenons ainsi comme dans le cas précédent, une production exclusive d'ouvrières.

c) *Cas particulier :* mort accidentelle de la reine.

Dans une colonie, pour une raison inconnue (et tout à fait accidentelle), la reine qui avait déjà une fécondité faible est morte peu de temps après le début de l'expérience.

A sa mort, il existait dans l'élevage quelques grosses larves, un petit nombre de larves L_2 et L_1 et quelques œufs.

Les ouvrières dans l'impossibilité de pondre des œufs viables ont élevé ce couvain préexistant qui a donné naissance, outre quelques ouvrières, à 2 nymphes de femelles et à 2 femelles ailées « essaimantes ».

DISCUSSION GÉNÉRALE : CONCLUSIONS

En étudiant au moyen d'irradiations γ les interactions entre les 2 catégories de femelles de la société de *Dolichoderus quadripunctatus*, les ouvrières et la reine fécondée, nous avons précisé et confirmé le mécanisme de formation des femelles que nous avons établi (cf. TOROSSIAN, 1966, 1967 d, 1967 e) par des expériences laborieuses de changement de population.

Rappelons brièvement ces conditions. Les femelles ailées essaimantes sont produites, dans la colonie de *Dolichoderus quadripunctatus*, à partir d'œufs fécondés pondus par les femelles, mais il est nécessaire que le futur couvain royal évolue sans contact avec la reine et soit élevé par de nombreuses ouvrières ne pondant pas. Lorsque la totalité de ces conditions sont réunies, on peut obtenir expérimentalement un petit nombre de femelles.

Mais une telle méthode est longue, laborieuse et très délicate, le plus difficile étant d'obtenir l'inhibition de la ponte des ouvrières et l'éloignement de la femelle. En cela d'ailleurs *Dolichoderus quadripunctatus* se rapproche de *Formica pratensis* (GOSSWALD et BIER, 1954), *Eciton* (SCHNEIRLA et BROWN, 1952; SCHNEIRLA, 1956), *Monomorium pharaonis* (PEACOCK, 1954) et *Myrmica* (BRIAN, 1965).

Il apparaît donc que l'irradiation, à des doses assez faibles, pour ne pas affecter trop sensiblement la durée de vie des ouvrières, mais assez fortes pour assurer cependant leur stérilité totale constitue la méthode de choix.

L'obtention de femelles essaimantes par cette méthode confirme donc entièrement notre précédente expérimentation (cf. TOROSSIAN, 1966-1968) et démontre avec plus de netteté encore la nature trophogénique de la détermination des castes femelles chez la fourmi *Dolichoderus quadripunctatus*.

Les autres conclusions qui se dégagent de cette étude sont :

- la grande résistance de l'espèce *Dolichoderus quadripunctatus* aux irradiations γ puisque entre 5 000 et 50 000 rads la longévité des ouvrières et des femelles n'est pas trop fortement modifiée ;

- l'existence d'un seuil de sensibilité situé vraisemblablement entre 50 000 et 75 000 rads au-delà duquel la mortalité s'élève significativement ;

- enfin la grande sensibilité de l'ovaire d'ouvrière ou de reine aux irradiations γ , car même aux plus faibles taux d'irradiations réalisés nous obtenons la stérilité totale et définitive pour les 2 castes femelles.

SUMMARY

MODIFICATIONS INDUCED BY GAMMA IRRADIATIONS IN THE OVIPOSITION OF WORKERS AND FEMALES OF THE ANT *DOLICHODERUS QUADRIPUNCTATUS*

Experiments on workers of *D. quadripunctatus* undergoing with various doses of gamma rays result in stopping the fecundity and in a final sterility. Females of the same species subject to gamma radiations offer a great resistance, and their mortality for doses of middle value (5 000 to 50 000 rads) remains low, nevertheless their longevity is shortened, especially for doses above 50 000 rads (¹). The fecundity of these females is lowered to a residual level, all the eggs laid being abortive.

A further series of experiments was made to disturb the balance in the ant society between female and workers. When only the queen is irradiated, the workers begin to lay eggs, even when the queen is still laying eggs.

Irradiation by low doses resulting in sterile workers, followed by the introduction of young larvae, induces the production of workers, of females and of some winged females.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BRIAN M. V., 1965. Caste differentiation in social insects. *Symp. Zool. Soc. London* **14**, 13-38.
- GOSSWALD K., BIER K., 1954. Untersuchungen zur Kastendetermination in der gattung *Formica*. (3) Die Kastendetermination von *Formica rufa rufa pratensis minor*. *Ins. Soc.*, **1**, 229-246.
- PEACOCK A. D., SMITH I. C., HALL D. W., BAXTER A. T., 1954. Studies in Pharaons ant, *Monomorium pharaonis* (8) : Male production by parthenogenesis. *Entomol. Month Mag.*, **90**, 154-158.
- SCHNEIRLA T. C., 1956. A preliminary survey of colony division and related process in two species of terrestrial army ants. *Insectes sociaux*, **3**, 49-69.
- SCHNEIRLA T. C., BROWN R. Z., 1952. Sexual brood and the production of young queens in two species of army ants. *Zoologica New York*, **37**, 5-37.
- TOROSSIAN C., 1966. *Recherches sur la biologie et l'éthologie de Dolichoderus quadripunctatus* (HYM. FORM. Dolichoderidae). Thèse Doct. d'État Sc. Nat. 299 p.
- TOROSSIAN C., 1967 a. Recherches sur la biologie et l'éthologie de *Dolichoderus quadripunctatus*. I. Étude des populations dans leur milieu naturel. *Insectes sociaux*, **14**, 105-122.
- TOROSSIAN C., 1967 b. Recherches sur la biologie et l'éthologie de *Dolichoderus quadripunctatus*. II. Éthologie et comportement alimentaire : les échanges trophallactiques proctodéaux des *Dolichoderidae*. *Rev. Compt. Animal*, **5**, 73-90.
- TOROSSIAN C., 1967 c. Recherches sur la biologie et l'éthologie de *Dolichoderus quadripunctatus*. III. Étude expérimentale de l'action des principaux facteurs climatiques. *Bull. Soc. Hist. Nat.*, **103**, 448-490.
- TOROSSIAN C., 1967 d. Recherches sur la biologie et l'éthologie de *Dolichoderus quadripunctatus*. IV. Étude des possibilités évolutives des colonies avec reine et des femelles désailée isolées. *Insectes sociaux*, **14**, 259-280.
- TOROSSIAN C., 1967 e. Rôle des reines sur l'apparition et la formation des sexués femelles dans les sociétés de la fourmi *Dolichoderus quadripunctatus*. *C. R. Soc. Biol.*, **161**, 1455.
- TOROSSIAN C., 1968 a. Recherches sur la biologie et l'éthologie de *Dolichoderus quadripunctatus*. V. Les caractères de la ponte des ouvrières. *Insectes sociaux*, **15**, 51-72.
- TOROSSIAN C., 1968 b. Recherches sur la biologie et l'éthologie de *Dolichoderus quadripunctatus*. VI. Effets biologiques du rayonnement infra-rouge sur la ponte des colonies d'ouvrières. *Insectes sociaux*, **15**, 73-88.
- TOROSSIAN C., 1968 c. Recherches sur la biologie et l'éthologie de *Dolichoderus quadripunctatus*. VII. Étude des mécanismes permettant l'inhibition de la ponte des ouvrières en présence de leur reine : rôle des phéromones. *Insectes sociaux*, **15**, 105-144.
- TOROSSIAN C., 1968 d. Recherches sur la biologie et l'éthologie de *Dolichoderus quadripunctatus*. VIII. Mode de reproduction et cycle biologique des colonies. *Insectes sociaux*, **15**, 375-388.
- TOROSSIAN C., 1970. *Effets des radiations α et γ sur la résistance et la longévité des ouvrières orphelines de la Fourmi Dolichoderus quadripunctatus* (sous presse).

(¹) The resistance threshold being situated between 50 000 and 75 000 rads.

TOROSSIAN C., CAUSSE R., 1967. Étude expérimentale de la levée de l'inhibition de la ponte des ouvrières de la Fourmi *Dolichoderus quadripunctatus* élevées en présence de reines ayant subi une forte irradiation gamma. *C. R. Acad. Sci.*, **264**, 2789-2792.

TOROSSIAN C., CAUSSE R., 1968. Effets des radiations γ sur la fertilité et la longévité des colonies de *Dolichoderus quadripunctatus*. *Isotopes and radiation in Entomology*. I. A. E. A., Vienna, pp. 155-164.

DISCUSSION

LA VIOLETTE : *Quelle est l'origine des mâles dans les colonies de Dolichoderus ?*

Dans les colonies de *Dolichoderus quadripunctatus*, les mâles naissent de la ponte d'œufs d'ouvrière. Les ouvrières pondent régulièrement dès qu'elles sont hors de la présence d'une reine. Leurs œufs sont *toujours* évolutifs et donnent naissance à des larves qui évoluent normalement en mâle. C'est même la seule origine connue des mâles de la société de *Dolichoderus quadripunctatus* (les femelles vierges ne peuvent pas pondre).

Les doses faibles d'irradiations ont-elles un effet positif sur la fécondité ?

Aux doses les plus faibles de notre expérimentation (c'est-à-dire 1 000 et 2 500 rads en rayons X) le seul effet constaté des irradiations X et gamma est finalement un arrêt de la fécondité des individus irradiés.

NARDON : *Sait-on, chez les fourmis, de quelle nature précise est l'inhibition qu'exerce les reines sur la ponte des ouvrières ?*

J'ai établi dans ma thèse (1966), et dans une série de travaux, que l'inhibition de la ponte des ouvrières en présence de leur reine est mixte, d'ordre phéromonal et psycho-somatique. Mais comme il est *pratiquement impossible* de démontrer expérimentalement et directement le rôle et la part des stimuli sensoriels dans l'inhibition de la ponte des ouvrières, on est amené à proposer cette explication lorsque toutes les autres « approches expérimentales » sont négatives, on procède donc par élimination. En toute rigueur, cela ne signifie pas que l'explication restante (rôle des stimuli sensoriels) soit la *seule*.

Avez-vous une idée sur la cible d'action de l'irradiation : inhibition de la synthèse de phéromone, action sur le comportement ?

L'irradiation de femelles aux doses faibles (femelles réintroduites dans la colonie après irradiation) modifie seulement la fécondité des individus irradiés. Le comportement paraît normal en particulier lorsque les doses sont relativement faibles (par exemple : la reine irradiée est l'objet des mêmes soins attentifs de la part des ouvrières : léchages et nourrisages sont absolument normaux ; la reine se tient toujours sur le tas d'œufs).

Il n'en est pas de même pour des irradiations élevées, ce problème fera d'ailleurs l'objet d'une étude particulière.

FÉRON : *La résistance des insectes aux irradiations gamma est étonnante (300 à 500 rads tuent un homme). Lorsqu'il s'agit comme ici d'imagos, on peut attribuer cette « résistance » au fait que l'action essentielle de l'irradiation est de bloquer le fonctionnement*

des gonades, donc de supprimer une dépense importante d'énergie physiologique. Ceci peut expliquer la plus grande longévité de ces insectes.

En ce qui concerne les modifications de comportement et d'évolution sexuelle (rapport reine-femelle), si l'on admet l'importance des phéromones il serait intéressant d'étudier l'action des irradiations sur les sécrétions glandulaires, ce qui semble avoir été peu fait chez les insectes.

Effectivement la résistance de *Dolichoderus quadripunctatus* peut paraître très élevée lorsqu'on étudie superficiellement le problème. Mais si l'on considère séparément longévité et fécondité on voit que la longévité n'est pas trop affectée par des irradiations de 50 000 rads, et peut atteindre 100 000 et 150 000 rads. Ces doses sont absolument stupéfiantes si on les compare à la résistance humaine par exemple. Par contre, si l'on considère maintenant la fertilité, il apparaît que celle-ci est arrêtée aux plus faibles valeurs testées (1 000 rads).

WAUTIER : Chez l'Abeille, c'est la même substance qui est à la fois inhibitrice et attractive.

Chez *Dolichoderus*, il y aurait deux substances distinctes puisque, par irradiation, l'inhibition est supprimée tandis que l'attraction subsiste ?

On sait depuis les travaux de PAIN et BUTLER que les phéromones des reines d'abeilles est un mélange de plusieurs substances. Il n'est pas impossible qu'il en soit de même chez *Dolichoderus*.

LINTS : L'équipe de SMITH a pu récemment démontrer qu'aucune mitose ne se produisait chez la *Drosophila* durant la vie imaginale. Ceci rejoint ce que nous ont dit MM. LAVIOLETTE et FÉRON. Chez *Drosophila* également on a pu montrer que des doses d'irradiation faible prolongent la vie ; l'hypothèse avancée pour expliquer ce fait est que des doses faibles de radiation sont insuffisantes pour tuer ou endommager gravement les cellules somatiques, mais suffisamment élevées pour inhiber la ponte ; la diminution du métabolisme résultant de cette stérilité pourrait justifier le prolongement de la durée de vie imaginale.

Il est possible que le mécanisme que vous invoquez permette d'expliquer le léger prolongement de la durée de vie imaginale observée dans certains cas pour des doses relativement faibles. Ceci est à rapprocher des résultats obtenus par PLANEL et SOLEIHAVOUP (et collaborateurs) qui sur des protozoaires élevées dans des chambres de plomb et à l'abri du rayonnement naturel, obtiennent des survies sensiblement plus courtes qu'en milieu irradié à très faible dose (milieu naturel).

INFLUENCE DE L'ACCOUPLEMENT
SUR LE COMPORTEMENT DE PONTE
ET LA FÉCONDITÉ CHEZ *CHRYSOPA PERLA* (L.)
(INSECTES — PLANIPENNES)

R. PHILIPPE

Laboratoire d'Entomologie, Faculté des Sciences,
31 - Toulouse

RÉSUMÉ

Le comportement de ponte des femelles de *Chrysopa perla* L. est étudié, qu'il y ait fécondation préalable ou non.

Dans le cas de femelles vierges, la ponte est irrégulière et peu abondante et dure plus longtemps que celle des femelles fécondées. Mais ces femelles vierges mises en présence de mâles sexuellement mûrs ont un rythme de ponte accéléré. Il semble que la stimulation de la ponte résulte de la présence d'une quantité importante de liquide séminal.

On sait que l'accouplement joue un rôle important sur la ponte chez tous les insectes (revues de CASSIER, 1967 et JOLY, 1968). L'efficacité de la copulation peut résulter, selon les insectes, soit de l'acte copulatoire lui-même, soit de l'insertion d'un spermatophore (ces deux cas sont valables chez la plupart des insectes), soit de la présence de spermatozoïdes mobiles dans les voies génitales femelles, soit encore de la transmission d'une certaine substance chimique mâle.

R. C. SMITH (1922) affirme que les femelles vierges de *Chrysopa oculata* Say non fertilisées sont capables de pondre ; une femelle vierge qui dépose des œufs non pédicellés et infertiles, peut après la copulation pondre des œufs fertiles et pédicellés. Ceci laisse penser que la copulation aurait une action non négligeable sur le comportement de ponte et la fécondité des femelles de Chrysopes. C'est ce que nous nous proposons d'analyser chez la femelle de *Chrysopa perla*.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Nos études portent sur une souche polyvoltine de *Ch. perla* sélectionnée depuis de nombreuses années dans le laboratoire.

A l'émergence, les adultes sont soit placés par couple, soit isolés dans des boîtes en plastique de différents volumes (900 et 1 300 cm³) où l'on a mis au préalable un godet contenant un morceau de coton imbibé d'eau distillée. L'aération est favorisée par un rond de grillage à mailles fines. Larves et adultes sont nourris avec des pucerons appartenant à plusieurs espèces.

Les insectes sont élevés dans une salle conditionnée à la température de 20°C $\pm$ 0°5 avec une hygrométrie relative variable (60 à 80 p. 100), un éclairage de 16 heures par jour et une intensité lumineuse de 3 000 lux environ.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Les pontes des femelles fécondées et celle des femelles vierges sont évaluées à partir du jour de dépôt du premier œuf et pendant 15 jours.

Comportement de ponte et ponte des femelles fécondées

Le mode de ponte des Chrysopes a été décrit par de nombreux auteurs (SMITH R. C., 1922; LACROIX, 1921; PRINCIPI, 1949). Lors de la ponte, la femelle étale par des mouvements pendulaires de bas en haut la gouttelette de mucus qui suinte de ses valves; ensuite, elle l'étire en soulevant régulièrement et lentement son abdomen; l'œuf apparaît et reste maintenu entre les valves pendant quelques secondes; enfin, la femelle l'abandonne. L'œuf se trouve ainsi placé à l'extrémité d'un mince pédicelle.

La période de préoviposition est en général de 5 jours. Les femelles normalement fécondées pondent uniquement des œufs pédicellés pendant la durée de l'expérience. Une femelle fécondée pond en moyenne $23,7 \pm 3,5$ œufs par jour ($N = 19$ femelles).

Comportement de ponte et fécondité des femelles vierges

Les femelles vierges effectuent comme les femelles fécondées les séquences d'une ponte normale. Si le mucus n'est pas émis lors de la ponte, l'œuf a des difficultés à sortir et la femelle pratique l'auto-oophagie: la femelle recourbe l'extrémité abdominale, la porte à sa bouche, retire avec ses mandibules l'œuf situé à l'intérieur des valves et le consomme (PHILIPPE, 1970).

L'étude de la fécondité des femelles vierges montre une grande irrégularité dans le dépôt des œufs ainsi que dans l'émission du mucus. Trois types de comportement de ponte peuvent s'observer:

a) 44 p. 100 des femelles vierges ($N = 25$ femelles) commencent par déposer des œufs sans pédicelle, ensuite la ponte comporte des œufs pédicellés ou collés par une gouttelette de mucus.

b) 36 p. 100 de ces femelles ne pondent que des œufs dépourvus de pédicelle ou seulement pourvus d'une trace de mucus.

c) 20 p. 100 de ces femelles déposent d'abord des œufs avec des pédicelles généralement longs et fins (12 mm environ) ; par la suite la ponte peut renfermer des œufs simplement collés par une gouttelette de mucus ou des œufs sans trace de mucus.

Une femelle vierge pond en moyenne $2,1 \pm 1,1$ œufs par jour ($N = 25$ femelles) ce qui est nettement inférieur à la ponte moyenne des femelles fécondées.

Le délai de ponte des femelles vierges est en général plus long (10 ± 2 jours en moyenne) que celui des femelles fécondées. Mais 8 p. 100 des femelles non fertilisées déposent leurs premiers œufs le 5^e jour après l'émergence comme une femelle fécondée. De plus, les coupes histologiques d'ovaires de femelles vierges âgées de 5 jours prouvent que les œufs se forment normalement. Il n'y a pas de différence entre la maturation sexuelle d'une femelle vierge et celle d'une femelle fécondée. Le retard apparent dans le dépôt des œufs par les femelles vierges pourrait être dû à l'existence du phénomène d'auto-oophagie, qui est consécutif à une absence d'émission du mucus (PHILIPPE, 1970).

Chez une femelle fécondée, le phénomène d'auto-oophagie est rare. Ainsi il existerait une corrélation entre une émission régulière du mucus et une ponte abondante. Cette relation dépendrait-elle de l'accouplement ?

*Fécondité des femelles vierges isolées,
puis mises en présence de mâles sexuellement mûrs*

3 femelles vierges après 15 jours de ponte infertile ($A = 55$; $B = 69$; $C = 52$ œufs en 15 jours), ont accepté des mâles sexuellement mûrs et leur fécondité augmente d'une manière importante ($A = 325$; $B = 259$; $C = 359$ œufs pendant les 15 jours suivant. De ce fait, l'accouplement a provoqué une accélération du rythme de ponte.

D'après CASSIER (1967) et JOLY (1968), la copulation entraîne aussi une maturation rapide des oocytes. Mais chez *Ch. perla* il nous est impossible d'émettre cette conclusion, car d'une part l'auto-oophagie empêche une évaluation précise de la fécondité d'une femelle vierge et, d'autre part, il arrive parfois qu'une femelle vierge meure avec un abdomen dilaté par un nombre important d'œufs.

Facteurs de l'accouplement susceptibles de stimuler la ponte

Des femelles normales (sur régime protéique), accouplées avec des mâles nourris de miel pur, ne pondent pas. Lorsque d'autres femelles normales copulent avec des mâles nourris de miel et pollen, leur ponte n'est pas stimulée. Il faut savoir que les régimes miel + pollen et surtout miel pur ne favorisent pas souvent chez les mâles une parfaite formation du spermatophore et une migration normale des spermatozoïdes.

Il nous a été donné d'observer une copulation stérile chez des adultes qui avaient pourtant reçu un régime protéique normal : 5 à 6 jours après la copulation, la femelle n'a pas pondu et une dissection montre que la spermathèque est vide.

Ceci tend à montrer qu'un stock spermatique très faible ou nul ne stimule pas la ponte. Ainsi l'introduction de l'hypovalve mâle dans la bourse copulatrice, et par la suite le dépôt d'un spermatophore vide ou contenant très peu de spermatozoïdes, n'ont aucune action visible sur la ponte. La stimulation de la ponte chez *Ch. perla*

serait fonction, soit de la présence d'une quantité importante de spermatozoïdes provoquant une dilatation de la spermathèque (stimulus nerveux), soit d'une substance excitatrice mâle accompagnant les gamètes (stimulus humoral).

CONCLUSION

La ponte des femelles vierges se caractérise par une irrégularité portant tout aussi bien sur le nombre des œufs, qui est nettement inférieur à celui déposé par les femelles fécondées, que sur la quantité et la fréquence d'émission du mucus. Chez la femelle fécondée, au contraire, l'émission du mucus est très régulière.

L'accouplement entraîne une accélération du rythme de ponte et une régulation de l'émission du mucus. La stimulation de la ponte dépend de la présence dans la spermathèque d'une quantité importante de liquide séminal.

SUMMARY

INFLUENCE OF MATING ON THE OVIPOSITION BEHAVIOUR AND THE FECUNDITY OF *CHRYSOPA PERLA* L.

The oviposition behaviour of the females of *Chrysopa perla* L. is studied when copulation has taken place, and in the case of virgin females.

In the case of virgin females, the oviposition is irregular and the eggs less numerous, the eggs are laid on a longer period than in the case of fertilized females. But these same virgin females, after mating with sexually mature males, lay their eggs in an accelerated way. It seems that the egg laying is stimulated by the presence of a great amount of semen.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CASSIER P., 1967. La reproduction des insectes et la régulation de l'activité des corps allates. *Ann. biol.*, **6**, 595-670.
- JOLY P., 1968. *Endocrinologie des insectes*. Masson et Cie, Paris.
- LACROIX J.-L., 1921. Étude sur les Chrysopides. Premier mémoire. *Ann. Soc. Linn. Lyon*, **68**, 51-104.
- PHILIPPE R., 1970. Rôle de la glande annexe femelle lors de la ponte chez *Chrysopa perla* L. (Insectes Planipennes). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **270**, 2448-2450.
- PRINCIPI M. M., 1949. Contributi allo studio dei Neurotteri italiani. VIII. Morfologia, anatomia e funzionamento degli apparati genitali nel gen. *Chrysopa* LEACH (*Chrysopa septempunctata* WESM. e *C. formosa* BRAUER). *Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna*, **17**, 316-362.
- SMITH R. C., 1922. The biology of Chrysopidae. *Cornell Univ. Agric. Exper. Sta., Mem.*, **58**, 1287-1372.

DISCUSSION

FERON : Vous avez essayé d'utiliser l'irradiation comme moyen d'étude de votre problème. Quelles difficultés avez-vous rencontrées ?

Les irradiations des larves du troisième stade libres ou encoconnées et celles des nymphes encoconnées n'ont pas permis d'obtenir des mâles stériles et dépourvus

de spermatozoïdes. Dans le premier cas, la dose létale est de 2 000 rads ; à 1 000 rads, les mâles possèdent encore une fertilité correcte et les femelles une fécondité quasi normale. De ce fait, la dose stérilisante à ce stade (larve du 3^e stade libre ou encoconnée) serait très proche de la dose mortelle ce qui représente un inconvénient majeur. Il en serait de même si l'on essayait d'irradier les premier et deuxième stades larvaires.

DAVID : *Avez-vous comparé le fonctionnement ovarien chez les femelles vierges et les femelles fécondées ? Y a-t-il des résorptions chez les femelles vierges ?*

Le fonctionnement ovarien chez les femelles vierges et les femelles fécondées n'a pas été étudié d'un point de vue histologique. Mais d'après nos analyses, de la fécondité de ces femelles, il apparaît que le fonctionnement ovarien est identique chez les deux types de femelles. Ceci résulte de deux constatations : les femelles vierges sont capables de pondre au 5^e jour après l'émergence et certaines de ces femelles meurent parfois avec un abdomen dilaté par un grand nombre d'œufs mûrs qui ne sont pas évacués à la suite d'une absence d'émission de mucus.

La rétention des œufs dans le vagin ou dans les oviductes ne s'accompagne pas de résorption. Chez la femelle de *Chrysopa perla*, il n'existe pas de phénomène de régulation de la vitellogénèse.

NARDON : *Est-ce que les sécrétions des glandes annexes contribuent seulement à la formation du spermatophore ou bien également au liquide séminal ?*

Les sécrétions des différents diverticules de la glande annexe mâle contribuent à la formation du spermatophore. Les vésicules séminales sécrètent une substance (sans doute à base de glycoprotéines et de mucopolysaccharides) nécessaire à l'entretien des spermatozoïdes. Il reste alors à savoir si la substance excitatrice mâle (dans le cas où elle existe) est sécrétée par les cellules des vésicules séminales ou par celles d'une des poches de la glande annexe.

CHAUVIN : *Avez-vous pu comparer la quantité d'œufs produite par les femelles vierges et les femelles fécondées pendant l'ensemble de la vie ?*

Il est très difficile de comparer la quantité totale d'œufs produits par les femelles vierges et les femelles fécondées pendant l'ensemble de la vie, car certaines femelles vierges meurent très tôt à la suite d'une rétention des œufs qui provoque une dilatation de l'abdomen (et sans doute une occlusion intestinale). De plus, l'auto-oophagie empêche une exacte évaluation de la fécondité des femelles non fertilisées. Mais on peut avancer l'idée suivante : la fécondité apparente des femelles vierges est nettement inférieure à la ponte des femelles fécondées.

LINTS : *Les femelles vierges que vous avez utilisées dans vos expériences montrent un fort délai de ponte de même qu'une fécondité totale faible. Avez-vous des données concernant la longévité de ces femelles vierges par rapport à celle des femelles normalement accouplées ?*

La comparaison de la longévité des femelles vierges et celle des femelles fécondées ne peut être effectuée, car les femelles non fertilisées meurent avec l'abdomen distendu par suite de l'accumulation des œufs.

VERDIER : Si le nombre d'œufs pondus par les femelles vierges est difficile à préciser du fait de l'auto-oophagie, est-il possible d'utiliser les « corps jaunes » pour une appréciation de leur fécondité ?

Des expériences de copulation par des mâles castrés montrent une diminution du délai de ponte par rapport à celui de femelles vierges (éventuellement parthénogénétiques) chez un Acridien. Un travail canadien récent a même établi que l'implantation de fragments de glandes annexes mâles dans la cavité hémocoelienne, dans le même groupe d'insectes, avance également la maturation.

BITSCH : Je ne pense pas qu'il soit possible chez la Chrysope de déterminer le nombre d'œufs pondus par l'étude des corps jaunes à la base des ovarioles.

LEFEUVRE J.-C. : Les travaux de M. PHILIPPE rappellent les travaux de VAN KASSEL, chez *Labidura riparia* à ceci près qu'il semble que chez cette dernière espèce l'intromission des genitalias mâles dans les voies génitales femelles paraît, en l'absence de spermatozoïdes, favoriser un comportement de ponte (creusement d'un terrier, début du léchage des œufs) voisin de celui des femelles normalement fécondées

ALLÉGRET : La castration de larves de forficule mâle ne permet pas d'affirmer la suppression complète de tout appareil annexe.

BITSCH : On peut ajouter un renseignement : chez la chrysope, la simple introduction d'un spermatophore dans la bourse copulatrice ne semble pas suffisante pour stimuler la ponte ; il faut que le liquide spermatique parvienne dans la spermathèque.

THIBOUT : J'aimerais savoir si vous avez observé des copulations avec seulement introduction de spermatozoïdes, sans introduction de spermatophore. Ceci se rencontre chez certains Lépidoptères notamment *Acrolepia assectella* et ceci permet de voir directement l'action du sperme (non des spermatozoïdes, car il y a toujours un peu de liquide avec ces spermatozoïdes sans spermatophore) sur la fécondité des femelles.

Nous n'avons pas observé un tel phénomène chez *Chrysopa perla*. Néanmoins l'analyse histologique des mâles mûrs nourris avec du miel pur ou miel et pollen montre qu'il y a parfois migration des spermatozoïdes dans les vésicules séminales accompagnée de la formation incomplète d'un spermatophore ou bien formation complète de ce dernier sans migration des gamètes mâles. Mais dans ce cas, nous ignorons ce qui se passe lors de l'accouplement.

ACTION DE DIVERSES INFECTIONS VIRALES SUR LA FÉCONDITÉ DES DROSOPHILES

Nadine PLUS

*Station de Recherches cytopathologiques, I. N. R. A.,
30 - Saint-Christol-lès-Alès*

RÉSUMÉ

Trois virus ont été découverts dans les populations naturelles ou de laboratoire de la *Drosophila* ; ils ne provoquent pas d'épidémie et passent bien souvent inaperçus. Ce sont le virus sigma, le virus P et le virus iota.

Cependant chez des mouches infectées par les virus sigma et P, soit après injection soit après contamination naturelle, on a pu constater que certaines souches de ces virus exerçaient une action non négligeable sur la fécondité des mouches ou leur fertilité. La fréquence de telles souches est inconnue.

Tous les chercheurs élevant des *Drosophiles* savent que ces Insectes, contrairement à bien d'autres, ne meurent pas d'épidémie. Trois virus ont cependant été découverts, chez la *Drosophila*, et ces virus, fort différents l'un de l'autre, ont ceci en commun : ils existent dans les populations de *Drosophiles*, naturelles ou de laboratoire, sans que les élevages en souffrent et souvent sans que les chercheurs soupçonnent leur existence. Ces virus sont le virus σ , connu depuis 1937, étudié par l'équipe de L'HÉRITIER (1962) et celle de BRUN (1963) le virus P découvert en 1969 par PLUS et DUTHOIT (1969), le virus iota mis en évidence très récemment par JOUSSET (1969).

Le premier, en 1964, SEECOF (1964) a signalé l'existence d'un effet pathogène d'une souche américaine de virus σ sur la fertilité des ♀ : le taux d'éclosion des œufs pondus par les ♀ infectées était de 0,69 alors que celui de femelles sans virus de même génotype atteignait 0,89.

En 1968, JUPIN, PLUS et FLEURIET (1968) ont étudié une souche de virus σ non apparentée avec celle de SEECOF, causant un ralentissement de l'ovogénèse, Rappelons que le virus σ provoque la sensibilité au CO₂ chez les *Drosophiles*, qu'il

n'est pas contagieux et qu'il est transmis par hérédité. Il existe 2 catégories de mouches sensibles, chez lesquelles les relations hôtes-virus sont différentes : les stabilisées et les non stabilisées. Ces 2 catégories de sensibles et des mouches résistantes sans virus apparaissent mélangées, en quantité variable, dans la descendance des ♀ artificiellement inoculées. Cette propriété a permis à JUPIN, PLUS et FLEURIET de comparer la fécondité de ♀ résistantes et sensibles, stabilisées et non stabilisées, issues du même croisement, donc de même génotype et dans le même état physiologique. Dans ce but, des ♀, descendant d'un même lot de mouches injectées, ont été recueillies. Elles ont été isolées individuellement avec 2 ♂ sans virus et transvasées tous les 3 ou 4 jours sur tube de milieu neuf. La totalité des descendants a été ainsi obtenue par lots successifs. Avant d'être dénombrés, les descendants sont soumis au tests du CO₂. Le résultat de ce test permet de classer les pondeuses en résistantes et sensibles, stabilisées ou non stabilisées. La fécondité journalière des ♀ de chaque catégorie a été calculée. Ces données ont montré :

— 1) que la fécondité journalière des ♀ résistantes est toujours supérieure à celle des ♀ sensibles. Seules 2 différences ne sont pas significatives.

— 2) que les mouches stabilisées et non stabilisées ne paraissent pas présenter de différence nette à cet égard.

L'ampleur de la réduction de fécondité subie par les mouches sensibles peut être estimée en comparant le nombre moyen total de descendants fourni pendant les 40 jours de ponte par 1 ♀ résistante et 1 ♀ sensible (les 2 catégories de sensibles

sont regroupées). On obtient $\frac{867,6}{565,4} = 1,6$.

L'expérience qui vient d'être décrite a été répétée plusieurs mois plus tard, avec essentiellement les mêmes résultats.

Cette étude a été étendue aux *Drosophiles* artificiellement injectées, qui sont des non stabilisées. Les résultats obtenus ont été très voisins : les sensibles injectées ont présenté un taux de réduction de fécondité de 1,8. Remarquons, par contre, qu'avec la souche virale utilisée par JUPIN, PLUS et FLEURIET, le pourcentage d'éclosion des œufs des sensibles et des résistantes n'a pas été trouvé significativement différent : 82 p. 100 et 77 p. 100.

Le mécanisme même de la diminution de la fécondité a été étudié par examen des ovarioles des ♀ résistantes et des ♀ sensibles.

Aucun cyste en cours de dégénérescence n'est observé chez les sensibles. On constate, par contre, une répartition anormale des stades terminaux des ovarioles. Ceux-ci sont terminés tous ou presque par un stade 14 (œufs prêts à être pondus), très souvent même par 2 stades 14, occasionnellement par 3. Cette accumulation traduit un ralentissement de l'évolution des cystes.

Il faut remarquer, enfin, que cette action du virus σ mise en évidence sur une souche particulière de virus, n'est pas caractéristique de toutes les souches de ce virus. La souche stabilisée utilisée par JUPIN, PLUS et FLEURIET, gardée par repiquage des mouches, s'est montrée dépourvue d'action un an plus tard.

Le virus P est un virus facile à repérer, au microscope électronique, dans les extraits de *Drosophiles* injectées au cours de passages successifs : on voit, en abondance, des virions parasphériques, de petite taille, 23 nM de diamètre. Ces mouches injectées meurent jeunes et, nous le verrons plus tard, pondent très peu. Cependant,

le virus P peut exister à l'état endémique dans des populations de laboratoire sans causer de préjudice aux élevages. Il a été découvert dans les *Drosophiles* « normales » ou « de référence » du laboratoire de Génétique des virus de Gif-sur-Yvette. L'examen au microscope électronique d'extraits de telles mouches ne montre pas de virions. Ceux-ci apparaissent lors des injections répétées de ces extraits aux mouches. Des populations de *Drosophiles* complètement dépourvues de virus P ont été trouvées chez Jean DAVID, à la faculté des Sciences de Lyon.

DAVID et PLUS (1971) ont comparé la fécondité des mouches normales et des mouches infectées par le virus P soit après injection soit après contamination naturelle. Les *Drosophiles* utilisées sont des F¹ issus du croisement entre une souche *Vestigial* et une souche sauvage appelée Champetières. Ces mouches sont dépourvues de virus σ et de virus P. Les *Drosophiles* sont gardées à 25° ; elles sont placées par groupes de 4 ♀ et 5 ♂ ; la ponte est dénombrée chaque jour. Deux expériences indépendantes ont été effectuées ; dans les boîtes, les 4 combinaisons suivantes ont été réalisées.

- ♀ injectées de broyat virulent $\times$ ♂ normaux.
- ♀ normales $\times$ ♂ injectés de broyat virulent (les ♀ seront contaminées par contact)
- ♀ injectées de broyat non infectieux $\times$ ♂ normaux (témoins)
- ♀ normales $\times$ ♂ injectés de broyat non virulent (témoins).

Les résultats sont consignés sur le tableau suivant :

Exp.	Traitement	Fécondité totale par ♀	Nombre de groupes de 4 ♀	Réduction observée
1	♀ témoins	2 182,5 $\pm$ 156,6	4	
1	♀ contaminées	1 516,8 $\pm$ 45,1	5	1,4
2	♀ témoins	2 315	1	
2	♀ injectées broyat non infectieux	2 193,0 $\pm$ 55,2	4	
2	♀ injectées virus	61,8 $\pm$ 26,9	5	plus de 30

On voit tout d'abord que l'injection de suspension virulente aux ♀ exerce des effets très importants et très spectaculaires. La fécondité moyenne totale ne dépasse pas 62 œufs et la stérilité de toutes les ♀ est définitive à partir du 17^e jour.

La dissection des ♀ stérilisées montre des images ovariennes comparables à celles observées après une alimentation glucidique exclusive : arrêt de croissance et atresie des follicules.

Le tableau montre, de plus, que la contamination des ♀ par contact avec des ♂ injectés conduit à une légère réduction de la ponte globale. La différence avec la ponte des ♀ témoins est significative et correspond à une réduction par un facteur 1,4. La fertilité des œufs de ces ♀ contaminées s'est montrée égale à celle des témoins. Par contre, celle des ♀ injectées est très diminuée, surtout après les 8 premiers jours

qui suivent l'injection. Donc, en ce qui concerne son action sur la fécondité et la fertilité des *Drosophiles*, le virus P apparaît comme très pathogène après injection et peu pathogène après contamination artificielle. Le comportement des mouches des populations propageant le virus P à l'état endémique est sans doute très voisin de celui de ces mouches contaminées par contact. On comprend que le virus ait pu persister des années à l'insu des chercheurs. Quant à l'existence des 2 catégories de mouches infectées par le virus P, 3 types d'hypothèses peuvent, *a priori*, être envisagées pour l'expliquer :

- a) un plus faible rendement en virions des mouches contaminées,
- b) une localisation tissulaire différente du virus dans les 2 types de mouches,
- c) le développement, chez les deux types de mouches infectées, de 2 populations virales génétiquement distinctes et présentant un pouvoir pathogène différent.

La première hypothèse paraît contredite par les données du microscope électronique. Les broyats de mouches contaminées semblent aussi riches en virions que ceux des injectées. De plus, ces broyats ont été effectués sur de petits lots de 1 à 3 mouches ; il apparaît donc exclu que la transmission par contamination soit peu efficace. Par contre, nous n'avons pas d'argument expérimental permettant de choisir, à l'heure actuelle, entre les hypothèses *b* et *c*.

Le virus σ et le virus P sont donc des virus de *Drosophiles* dont la présence peut aisément passer inaperçue dans les élevages. Certaines souches de ces virus peuvent cependant exercer une action non négligeable sur la fécondité des mouches ou leur fertilité. La fréquence de telles souches est inconnue ; il faut remarquer, cependant, que les souches de virus σ utilisées par SEECOF et par JUPIN, PLUS et FLEURIET ont été prises au hasard dans les collections de laboratoire.

SUMMARY

ACTION OF VARIOUS VIRUS INFECTIONS ON DROSOPHILA FECUNDITY

Three viruses have been discovered either in natural or in laboratory populations of *Drosophila* ; they do not cause epidemic diseases and often are unnoticed. They are sigma virus, P virus and iota virus.

However, in flies infected with sigma and P viruses, either by injection or by natural contamination, it has been observed that some strains of these viruses had a certain action on the fecundity of the flies, or their fertility. Nothing is known about the frequency of these strains.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BRUN G., 1963. *Étude d'une association du virus sigma et de son hôte la Drosophile : l'état stabilisé*. Thèse, Faculté des Sciences, Orsay, Biologie expérimentale.
- DAVID J., PLUS N., 1971. Le virus P de la *Drosophile*. Comparaison de la longévité, et de la fécondité des mouches infectées par injection ou par contamination naturelle. *Ann. Inst. Pasteur* (sous presse).
- JOUSSET F.-X., 1969. Un virus extrait de *Drosophila immigrana* provoquant un symptôme de sensibilité au CO₂ chez les mâles de *Drosophila melanogaster*. *C. R. Acad. Sci. Paris* (sous presse).
- JUPIN N., PLUS N., FLEURIET, 1968. Action d'une souche de virus sigma sur la fertilité des *Drosophiles* femelles. *Ann. Inst. Pasteur*, **114**, 577-594.

- L'HÉRITIER P., 1962. Les relations du virus héréditaire de la *Drosophila* avec son hôte. *Ann. Inst. Pasteur*, **102**, 511-526.
- PLUS N., DUTHOIT J.-L., 1969. Un nouveau virus de *Drosophila melanogaster*, le virus P. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **268**, 2313-2315.
- SEECOF R. L., 1964. Deleterious effects on *Drosophila* development associated with the sigma virus infection. *Virology*, **22**, 142-148.

DISCUSSION

DAVID : Chez la *Drosophila*, en dehors de virus bien définis, il existe encore d'assez nombreux cas de maladies héréditaires dues à des microorganismes. Je pense qu'il serait intéressant de donner quelques indications à ce sujet.

a) Chez *D. willistoni*, *D. nebulosa* et *D. equinoxialis*, il existe une sex ratio, héritée maternellement et infectieuse qui est due à la présence d'un spirochète (travaux de POULSON, SAKAGUCHI et WILLIAMSON).

b) Chez *D. paulistorum*, il existe une stérilité des hybrides inter-raciaux, infectieuse, causée par des microorganismes de type mycoplasmes (travaux de DOBZHANSKY, ERHMAN et WILLIAMSON).

c) Chez *D. bifasciata*, on trouve une sex ratio héritée maternellement et infectieuse. La nature de l'agent responsable n'est pas encore connue (travaux de MAGNI et LEVENTHAL).

Dans le cas d'une souche de drosophiles qui possède le virus à l'état latent, on ne voit pas de virions à l'examen direct. Plusieurs passages successifs par injection sont nécessaires.

LAVIOLETTE P. Quelle est la réduction de fécondité observée si on contamine une femelle à partir d'une mouche contaminée (virus P)?

L'étude des mouches contaminées par des mouches elles-mêmes contaminées n'est pas encore faite.

INFLUENCE RELATIVE DE LA CONSANGUINITÉ
ET DE L'ALTERNANCE D'ALIMENTATION LARVAIRE
SUR LE POTENTIEL DE REPRODUCTION
DE *SPODOPTERA EXIGUA* HB.
(LÉPIDOPTÈRE, NOCTUIDAE)

S. POITOUT

Station de Zoologie,
Centre de Recherches d'Avignon, I. N. R. A.,
84 - Montfavet

RÉSUMÉ

Les conséquences de l'élevage de *Spodoptera exigua* HB sur deux formules de milieux artificiels sont étudiées du point de vue des effets de la consanguinité et de l'alternance des deux milieux alimentaires sur la fertilité après plusieurs générations.

Il apparaît que la consanguinité exerce une influence néfaste sur la fertilité alors que l'alternance d'alimentation agit favorablement sur la fertilité du moins pendant un certain nombre de générations. L'hypothèse d'une hétérozygotie ainsi obtenue, et correspondant aux conditions existant dans la nature pour cet insecte, est avancée. Ce résultat permettrait de maintenir des élevages plus vigoureux que ceux maintenus dans des conditions constantes.

Les progrès en matière d'alimentation artificielle, réalisés au cours de la dernière décennie, permettent de maintenir en élevage les souches de Noctuelles pendant plusieurs générations successives. Les insectes, si l'on n'y prend garde, ne peuvent dépasser un certain nombre de générations ; ceci étant la conséquence d'un déclin très rapide de la vigueur. Sur *Spodoptera exigua* HB, l'influence de deux facteurs sur ce phénomène a été établie : celle de la consanguinité d'une part, celle de l'alternance d'alimentation larvaire pour deux générations qui se suivent d'autre part. Le choix de cette espèce pour réaliser ce travail s'est effectué en fonction de la simplicité relative de la technique d'élevage qui permet l'obtention des nombreux insectes nécessaires aux expérimentations. Son développement est en outre relativement rapide par rapport à celui d'autres espèces de Noctuelles : dans nos conditions d'élevage (chenille à 25°, adultes et œufs à 20°), une génération est obtenue mensuellement.

Bien que cette étude ait été conduite sur différents critères nous ne prendrons en considération qu'un seul de ceux-ci ; celui qui nous semble refléter le plus le potentiel de reproduction de la population d'insectes élevés, conventionnellement nous l'appelons « fertilité des insectes » ; c'est le pourcentage des couples dont sont issus des œufs viables (œufs donnant naissance à des larves nouveau-nées) par rapport au nombre total de couples formés. Le relevé de ce critère rend obligatoire l'élevage des adultes par couple isolé.

I. — TECHNIQUE D'ÉLEVAGE

La technique d'élevage a déjà été décrite (POITOUT et BUES, 1970). Le milieu artificiel utilisé est un milieu relativement complexe ; 14 éléments entrent dans sa constitution. La poudre de feuilles représente 2,28 p. 100 du poids total. Deux formules du même milieu sont réalisées selon l'espèce végétale dont sont originaires les feuilles qui sont séchées puis broyées : l'une avec Chou, formule C ; l'autre avec Chénopode, formule D. Tous les élevages de *S. exigua* sont habituellement réalisés avec la formule C ; la formule D n'a été utilisée que pour l'étude de l'alternance d'alimentation larvaire.

II. — CONDUITES D'ÉLEVAGE UTILISÉES

Les élevages sont conduits suivant deux méthodes. L'une nous permet d'apparier les adultes en évitant systématiquement les accouplements « frère-sœur », l'autre nous permet de les appairer en réalisant systématiquement ce type de croisement.

1. — Première méthode : non consanguinité « frère-sœur »

A chaque génération les descendance de 16 couples (non frère-sœur) sont élevées séparément. Chacune d'entre elles comprend 10 chenilles. Pour une génération 160 chenilles sont donc élevées. 40 mâles et 40 femelles sont gardés pour l'ensemble des 16 descendance à raison de 2 à 3 adultes pour chacun des sexes d'une descendance donnée. Les couples sont formés d'une part en excluant tous les croisements « frère-sœur » d'autre part en évitant dans la mesure du possible un trop grand nombre de croisements réciproques (théoriquement, sans réciprocité, 120 cas d'appariement sont réalisables). 16 descendance sont à nouveau choisies pour assurer la génération suivante parmi les couples fertiles. Pour assurer à la descendance globale la plus grande diversité dans les potentialités génétiques ce choix est fait de telle manière que les parents de ces descendance soient issus du plus grand nombre possible de descendance de la génération précédente.

Lorsque les élevages sont conduits selon cette méthode (cas de tous les élevages réalisés ici sauf les élevages en consanguinité stricte « frère-sœur ») la fertilité est calculée sur 40 couples pour une génération donnée.

2. — Deuxième méthode : consanguinité « frère-sœur »

A l'origine de cet élevage 16 descendance de couples différents ont été élevées isolément. Pour chacune d'entre elles, 12 couples au plus ont été formés entre frères et sœurs. La progéniture d'un seul couple par descendance a été retenue pour assurer la génération suivante. Le même processus s'est répété à chacune des générations. Au cours des générations successives le manque de fertilité a fait disparaître certaines des descendance d'origine.

Nous avons maintenu constamment le nombre de descendance retenues par génération voisin de 16 en prenant plusieurs descendance dans les lignées très fertiles.

La fertilité est dans ce cas calculée sur environ 16×12 (192 couples) pour une génération donnée.

III. — SITUATION DES ÉTUDES CONCERNANT RESPECTIVEMENT LES DEUX FACTEURS DANS L'ÉLEVAGE DE LA SOUCHE DE *S. EXIGUA*

L'influence de la consanguinité a été entreprise à partir de la G. 17 ; elle est encore actuellement en cours à la G. 49.

L'action de l'alternance d'alimentation larvaire a été débutée à la G. 6 et s'est poursuivie jusqu'à la G. 16.

Pour chacune des deux études, au départ, nous avons fait en sorte que les souches d'insectes soumises aux influences différentes aient des potentialités génétiques aussi semblables que possibles. Ceci en prenant en nombre égal des représentants des mêmes descendance pour constituer chacune d'entre elles.

IV. — ÉTUDE DES RÉSULTATS OBTENUS

I. — Influence de la consanguinité

Nous comparons dans ce cas les insectes élevés en consanguinité « frère-sœur » et ceux pour lesquels nous l'avons évitée systématiquement (cf. fig. 1).

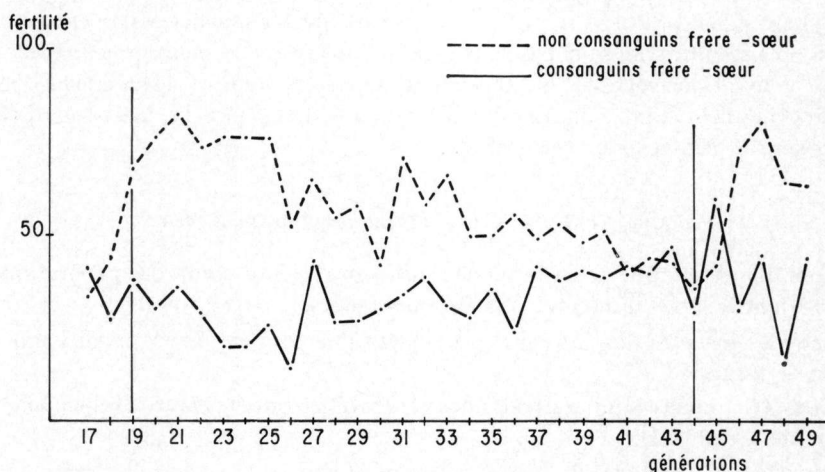


FIG. 1. — Comparaison de la fertilité des insectes élevés en non consanguinité « frère-sœur » et de celle des insectes élevés en consanguinité « frère-sœur ».

En dehors des limites G. 19, G. 44 les variations apparaissant sont dues à des causes accidentelles

Cette comparaison permet les constatations suivantes :

a) L'action défavorable de la consanguinité « frère-sœur » est surtout apparente de la G. 17 à la G. 36. Au cours des générations successives, dans un premier temps (de la G. 19 à la G. 26), la fertilité de l'élevage hautement consanguin décroît (de

38 p. cent à 14 p. cent), ensuite, cette même fertilité tend à s'accroître faiblement et progressivement ; elle se maintient ainsi entre 38 p. 100 et 47 p. 100 de la G. 38 à la G. 43.

b) La fertilité des insectes issus des élevages non consanguins « frère-sœur », contrairement à celle des insectes élevés en consanguinité stricte, a tendance à décroître de la G. 19 à la G. 41.

Pour expliquer les faits observés l'on peut supposer la présence d'un « fardeau génétique » important dont les effets se feraient sentir dès l'instant où la conduite d'élevage aboutirait à un certain degré d'homozygotie. L'on peut considérer toutefois qu'à partir d'un certain nombre de générations beaucoup de gènes délétères sont éliminés. Il s'ensuivrait alors une moins grande sensibilité à l'inbreeding. Ceci pourrait expliquer le gain de fertilité observé en a.

La limite des 50 p. 100 de fertilité est rarement dépassée chez les insectes consanguins. Si des croisements entre lignées conduites en consanguinité « frère-sœur » sont réalisés la fertilité en F_1 est toujours comprise entre 70 et 100 p. 100 quel que soit le nombre de générations qui sépare les générations où les lignées sont formées et celles où elles sont croisées. Il semblerait donc que la faible fertilité soit surtout sous la dépendance d'un manque d'hétérozygotie ; état auquel on aboutit vite par une consanguinité excessive.

En excluant les croisements « frère-sœur » l'action brutale semble évitée mais malgré la méthode de brassage utilisée le degré d'homozygotie auquel les insectes aboutissent apparaît à la longue très défavorable comme il est observé en b.

Sur différentes espèces de Noctuelles dont *S. exigua* les effets de l'inbreeding ont déjà été signalés (PORTOUT, 1969). Il était rare que les souches dépassent 3 à 4 générations. Ces résultats ne sont pas en contradiction avec ceux mentionnés ici sur *S. exigua* (32 générations réalisées en consanguinité « frère-sœur »), les chances d'assurer une descendance étant considérablement augmentées par la méthode d'élevage « frère-sœur » utilisée pour cette étude.

2. — Influence de l'alternance d'alimentation

Lors de cette étude selon le mode d'alimentation au cours des générations successives quatre séries d'insectes ont été distinguées.

Série I : insectes qui, au cours des générations, ont été élevés exclusivement sur aliment de formule C.

Série II : insectes qui, au cours des générations, ont été élevés exclusivement sur aliment de formule D.

Série III : G. 7 sur D, G. 8 sur C, G. 9 sur D, etc.

Série IV : G. 7 sur C, G. 8 sur D, G. 9 sur C, etc.

La chronologie de la diversification des différentes séries à partir de l'élevage non consanguin (série I) fait que nous avons été amenés surtout à établir des comparaisons entre séries I et III d'une part et entre séries II et IV d'autre part. (cf. fig. 2 A et B).

Les constatations suivantes peuvent être mentionnées :

a) Sur 20 comparaisons pouvant être ainsi faites, au cours des 10 générations

d'expérience, 17 indiquent une fertilité supérieure pour les insectes issus de chenilles soumises à une alternance d'alimentation pour deux générations qui se suivent.

b) Les différences entre séries d'insectes à alimentation larvaire constante et série d'insectes à alimentation larvaire alternée s'amointrissent à partir de la G. 12.

c) L'emploi du critère χ^2 pour analyser statistiquement les résultats (DUFRENOY, 1960 ; ARBONNIER, 1967) indique que seule la différence entre séries II et IV est significative bien que la différence entre séries I et II (séries avec alimentation larvaire constante) soit bien inférieure à celle entre séries I et III.

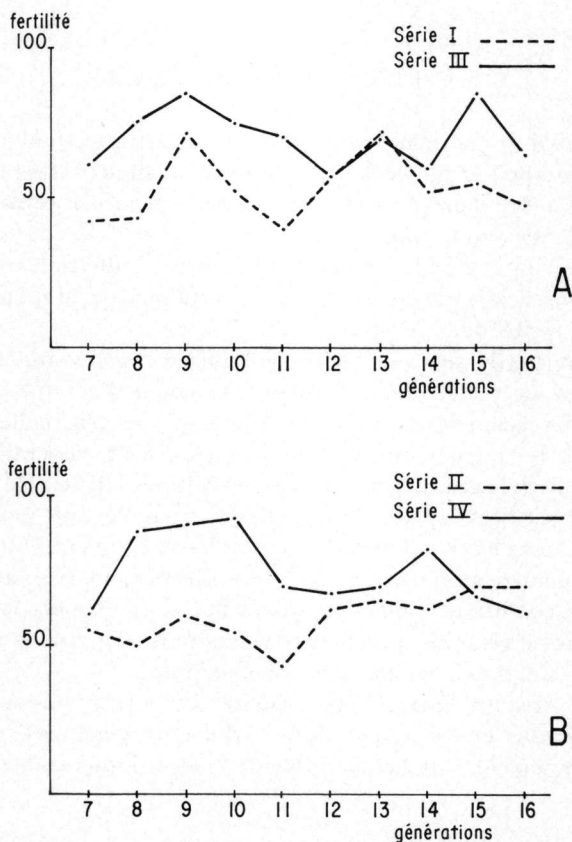


FIG. 2. — Comparaison de la fertilité des insectes élevés sur alimentation constante et de la fertilité de ceux qui sont élevés sur alimentation alternée au cours de deux générations successives.

A : Comparaison série I (Chou constant), série III (alterné Chou-Chénopode etc.)

B : Comparaison série II (Chénopode constant), série IV (alterné Chénopode-Chou etc.)

Deux hypothèses peuvent être émises pour expliquer ces résultats.

— Des éléments nutritifs, se trouvant exclusivement dans chacune des deux alimentations, agiraient en interaction sur la fertilité. Il faudrait que le transfert de telles substances, ou de leurs dérivés, d'une génération à l'autre, ait lieu par l'intermédiaire de l'œuf. En fin d'expérience l'homozygotie pourrait devenir un facteur limitant l'influence de l'alternance d'alimentation.

— La polyphagie de *S. exigua* peut permettre de penser que la population naturelle de cette espèce pourrait présenter une hétérogénéité individuelle par rapport aux besoins alimentaires. L'alternance d'alimentation larvaire au cours des générations aurait pour effet, dans cette éventualité, de maintenir une certaine hétérogénéité des populations en élevage donc une hétérozygotie relative des individus. La diminution de la différence de fertilité à partir de la G. 12 pourrait s'expliquer par la sélection, au cours des 5 premières générations d'expérience, d'individus aussi bien adaptés à la formule C (Chou) qu'à la formule D (Chénopode). L'alimentation ne jouerait alors plus aucun rôle pour le maintien de l'hétérozygotie.

V. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES

La consanguinité a une influence néfaste sur la fertilité. Nous pensons que son action est prépondérante. L'influence de l'alternance d'alimentation larvaire n'aurait certainement pas pu être montrée si les élevages qui concernent cette étude n'avaient pas été conduits de façon uniforme.

L'influence de l'un et de l'autre des deux facteurs peut trouver une explication par le degré d'hétérozygotie qui en résulte. Il est certainement diminué dans le 1^{er} cas et, peut-être, augmenté dans le second.

S. exigua fait partie des Noctuelles polyphages, polyvoltines et migrantes. Tous ces caractères ne peuvent que favoriser un degré d'hétérozygotie important chez les populations naturelles. Il faut remarquer que les Noctuelles qui possèdent ces caractères sont les mêmes qui, certaines années, sont susceptibles de pulluler au point de causer de très gros dégâts sur plantes cultivées. Il semble qu'il soit nécessaire de maintenir chez ces espèces, lorsqu'elles sont en élevage, une part de l'hétérogénéité existant dans leurs populations naturelles si l'on veut obtenir des insectes pourvus d'une vigueur relativement élevée. Cet objectif peut être atteint en variant dans le temps les conditions générales auxquelles sont exposés les insectes. Ceci s'oppose à la tendance générale qui consiste à rendre les conditions aussi constantes que possible pour simplifier les élevages au maximum.

Les relations existant entre l'hétérogénéité des populations naturelles, l'hétérozygotie des individus et les potentialités biologiques générales, que nous avons ici abordées succinctement, ont fait par ailleurs l'objet d'importants travaux (Börsiger, 1965).

SUMMARY

RELATIVE EFFECTS OF CONSANGUINITY AND OF ALTERNATIVE LARVAL DIET ON THE REPRODUCTIVE CAPACITY OF *SPODOPTERA EXIGUA* HB. (LEPIDOPTERA, NOCTUIDAE)

S. exigua has been reared on two formulas of artificial diet and the effects of consanguinity and succession of the two diets on the insect fertility have been studied during several generations. It seems that consanguinity has a noxious effect on fertility while succession of diets acts in a favourable way on fertility at least for a given number of generations.

The hypothesis of these factors resulting in heterosis in accordance to the life conditions of this insect in the field is discussed. This result should help to keep breedings more vigorous than those obtained in constant environmental conditions.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARBONNIER P., 1967. Dévitalisation du Charme sur pied. *Ann. Sci. forest.*, **24** (1), 5-44.
- BOSIGER E., 1965. *Acquisitions récentes en biologie* (8). *Tendances actuelles de la génétique des populations*. Aubier-Montaigne, Paris, 28 p.
- DUFRESNOY M.-J., 1960. La théorie de l'Information : ses utilisations en Agronomie. *C. R. Acad. Agr. Fr.*, **46** (4), 139-146.
- POITOUT S., 1969. La consanguinité chez les Lépidoptères *Noctuidae*. Mise en évidence de son importance dans la conduite d'élevages en conditions artificielles. *Ann. Zool. Écol. anim.*, **1** (3), 245-264.
- PORTOUT S., BUES R., 1970. Élevage de plusieurs espèces de Lépidoptères *Noctuidae* sur milieu artificiel riche et sur milieu simplifié. *Ann. Zool. Écol. anim.*, **2** (1), 79-91.

DISCUSSION

LEGAY : Je crois qu'il est très difficile d'effectuer des expériences d'inbreeding sur un grand nombre de générations, parce qu'on n'est pas sûr de pouvoir maintenir un plan expérimental sûr ; il y a certainement sélection aussi bien dans les lignées « frères-sœurs » que dans les lignées « non frères-sœurs » ; en outre les non frères-sœurs deviennent de toute façon consanguines, si bien que les deux types de lignées au bout de 40 générations ont peut-être des degrés d'hétérozygotie voisines.

Si l'on considère, que les pressions de sélection exercées en élevage peuvent se classer en deux rubriques selon qu'elles sont inhérentes à la technique d'élevage (manipulations aux différents stades) ou aux différentes conditions artificielles constantes auxquelles les insectes sont soumis au laboratoire, on peut penser que, pour le cas considéré, ces pressions de sélection sont approximativement identiques que les lignées soient conduites en inbreeding « frères-sœurs » ou non. Mais certainement l'effet sélectif est plus ou moins rapide suivant le mode d'élevage considéré. Nous pensons nous aussi que, quelle que soit la conduite d'élevage, les insectes arrivent au bout d'un certain nombre de générations à un même degré d'hétérozygotie ; nous le supposons pour expliquer la fertilité identique chez les deux types d'élevage au bout d'un assez grand nombre de générations. Quoi qu'il en soit l'esprit de notre travail est moins d'observer les seuls effets de l'inbreeding que de connaître le devenir des populations soumises à l'une et à l'autre des conduites d'élevage.

LINTS : Si vous désirez et espérez réellement maintenir une « diversité génétique » dans votre population, ne semble-t-il pas plus simple de mettre à la disposition de vos individus et à chaque génération un éventail complet d'aliments divers ?

Nous y avons pensé mais il semble bien que le fait de mettre les chenilles en présence d'un grand choix d'aliment ne corresponde pas à l'éthologie de *S. exigua* dans les conditions naturelles.

FÉRON : Il ne paraît ni facile ni logique de penser à offrir aux insectes en élevage un choix d'aliments variés. En effet, il ne faut pas oublier que dans la nature l'insecte au stade qui nous intéresse, le stade larvaire, n'a pas de choix. Les larves se développent

sur la plante sur laquelle l'adulte a effectué sa ponte (s'il y a choix, ce qui n'est pas prouvé, il se fait au niveau de l'adulte).

L'alternance expérimentale d'aliments est justifiée par le polyphagie de fait de l'insecte, qui aboutit à ce que deux générations successives se développent le plus souvent sur des plantes différentes, phénomène accentué par le caractère migratoire.

VERDIER : *Quel est le nombre de générations par an ?*

Cet insecte a plusieurs générations par an. Ce nombre est variable et difficilement déterminable du fait que nous sommes en présence d'une espèce dont l'adulte est migrant.

L'existence de ces diverses générations, se présentant sous des latitudes distinctes ayant à leur disposition des plantes bien différentes, montre alors la vaste adaptabilité naturelle de l'espèce. Il suffirait simplement de deux générations annuelles d'une espèce, même sténophage, pour que les conditions distinctes entre ces générations assurent à l'espèce un conditionnement à long terme bien différent de celui existant pour une espèce univoltine, sténophage et non migrante.

Cette espèce présente-t-elle des phénomènes de type « phasaire » comme il en est décrit chez d'autres noctuelles, en Afrique du Sud et au Japon par exemple, et si c'est le cas, la faible fécondité générale des élevages est-elle à mettre en partie sur le compte d'une densité expérimentale un peu élevée ?

Chez cette espèce les chenilles peuvent se mélaniser assez intensément sous l'influence de la densité. Différents auteurs ont étudié divers aspects de l'effet de groupe sur les chenilles de cette espèce. La densité doit donc influencer certainement la fécondité et la fertilité que nous avons plus particulièrement étudiée. Toutefois les chenilles des insectes ici comparés ont été élevées dans des conditions en tous points identiques.

LINTS : *Vous avez soigneusement évité de réaliser des croisements réciproques. Pour quelle raison ? Plus précisément avez-vous des raisons de croire à l'absence de tout effet maternel ?*

Les croisements réciproques ont été évités parce que le fait d'en effectuer un donne deux couples qui présentent des potentialités génétiques très voisines. Nous ne formons que 40 couples alors que dans le cas de la conduite d'élevage ici présentée 120 cas d'appariement sont faisables sans réciprocité. Nous préférons donc réaliser le plus grand nombre possible de couples très différents afin d'avoir la plus grande diversité possible dans les potentialités génétiques. Nous n'avons aucune idée, *a priori*, sur la présence ou l'absence d'un quelconque effet maternel.

DAVID : *Avez-vous une idée du rôle des poudres végétales incorporées dans la nourriture ? S'agit-il de produits agissant sur le comportement (phagostimulants, par exemple) ou bien y a-t-il apport de substances ayant une action nutritionnelle directe ?*

Alors que nous avons pu montrer avec certitude, dans certains cas, l'action nutritionnelle directe de différentes poudres végétales, notamment sur le développement et le rendement des élevages en adultes bien formés pour *Helicoverpa armigera* HBN. et *Chrysodeixis chalcites* ESP., nous n'avons jamais cherché à mettre en évidence

leur pouvoir phagostimulant. Pour *S. exigua* aucune expérience dans ce sens n'a, pour l'instant, été réalisée.

ALLÉGRET : *Une augmentation de l'espace d'élevage (donc une diminution de la densité des larves) et un renouvellement du milieu alimentaire au cours de la vie des chenilles peuvent avoir une action favorable sur leur développement. Ces opérations ont-elles été réalisées?*

L'espace d'élevage au cours de la vie larvaire n'est pas augmenté mais nous veillons, par des apports fractionnés, à ce que l'aliment artificiel soit constamment en quantité et en qualité suffisantes. Nous pensons que les insectes à l'état larvaire peuvent supporter une certaine densité du fait que dans les conditions naturelles les chenilles ont tendance au gréganisme. Il faut remarquer que les résultats sont présentés sous forme de comparaisons entre insectes élevés suivant des techniques identiques.

FÉRON : *Sensibilité au CO₂ en élevage. Il y a certainement des différences très grandes de sensibilité. Certains insectes font leur croissance larvaire dans des conditions de confinement étonnantes (pyrale du maïs par exemple). Il faudrait aussi tenir compte des possibilités d'échanges gazeux à travers les parois des récipients, s'ils sont en plastique.*

De toutes façons il faut bien entendu faire attention à cet effet possible du CO₂ et veiller à l'aération des récipients d'élevage.

Les chenilles sont élevées ici dans des récipients aérés.

PLUS : *Les différences entre vos milieux C et D sont-elles de l'importance de celles que l'animal peut trouver en migrant?*

A priori, certainement pas. Dans la nature, pour deux générations qui se suivent, les espèces végétales qui peuvent servir d'hôtes à cette espèce peuvent être très différentes.

DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DE *LOCUSTA* : RELATIONS AVEC LES CONDITIONS DE MATURATION DANS DIVERSES SOUCHES

M. VERDIER

*Laboratoire de Biologie animale C,
Faculté des Sciences, 12, rue Cuvier,
75 - Paris (5^e)*

RÉSUMÉ

Aux facteurs climatiques classiquement étudiés, limitant la maturation sexuelle de *Locusta*, la longueur du jour est à associer : l'observation sous photopériodes constantes montre l'espèce se comportant éventuellement comme un insecte « de jours courts ». L'établissement, rapide ou lent, de la maturation, sous photopériodes échelonnées expérimentales, peut traduire des faits signalés sur le terrain, spécialement vers les latitudes 42-46° ; inversement, l'espèce est presque indifférente au signal pour les souches des régions à 3-4 générations annuelles.

Compte tenu d'une différence d'aptitude entre les souches, le moment de la ponte conditionne largement le type de développement embryonnaire, spécialement pour la zone géographique de sensibilité indiquée dont le matériel a une aptitude équilibrée pour produire des œufs devant entrer ou non en diapause ; les longues photopériodes perçues par les femelles abaissent la proportion d'œufs à diapause, les courtes l'augmentent, celles de la période juin-octobre entraînent une réaction complexe. Le facteur lumineux peut largement expliquer comment une génération de printemps-été est rapidement suivie d'une génération d'été-automne, elle-même productrice d'œufs hivernant, en particulier. Une telle dépendance de la photopériode est atténuée pour les souches de basse latitude qui, dans certaines circonstances, peuvent effectivement avoir une aptitude notable à la diapause.

INTRODUCTION

La première partie de cette communication peut assez bien entrer dans les limites du thème de ce Symposium ; le développement plus important de la deuxième sera justifié pour trois raisons : l'évolution des embryons dépend des conditions dans lesquelles la maturation s'effectue, les deux sont intégrées — et elles seules — dans les modalités d'adaptation de l'espèce aux climats, les mécanismes physiologiques contribueront à rapprocher les deux stades susceptibles de « cryptobiose ».

Les conditions climatiques de maturation ont été particulièrement précisées par HAMILTON (1936, 1950), mais température et humidité étant considérées, un effet densitaire intervient (NORRIS 1950 ; ALBRECHT, VERDIER et BLACKITH, 1959) : ces études concernent *L. migratoria migratorioides*. Ce qui est connu, en général moins bien, des autres souches, ne distingue pas ces dernières. Mais il est possible de relever, dans la littérature agronomique, des rapports circonstanciés sur des délais de maturation assez longs qui ne semblent pas devoir être justifiés par les facteurs précédents, tels qu'ils sont reproduits expérimentalement (p. exemple DOENGINGK, 1860 ; OLSUFIEV, 1930).

Le « mauvais état » reproducteur de certains élevages seulement pour certaines souches, pendant l'été 1958 et les années suivantes, a été le départ d'observations systématiques sur le rôle respectif de plusieurs paramètres climatiques dont le principal va être envisagé ici.

On peut considérer que trois catégories de *Locusta* ont été étudiées et séparées par la modalité caractéristique de leur embryogenèse :

a) *migratorioides* : déjà à l'occasion d'une série de mémoires de ROONWAL ; la plupart des souches proviennent de l'aire grégarigène du Mali, et l'on peut considérer que les œufs n'étaient jamais aptes à passer par une diapause ; cependant, le matériel d'Afrique australe, avec « six mois de conservation des œufs à 15-20° » (FAURE, 1932), laissait penser à une telle éventualité (cf. souche « Pretoria » : VERDIER, 1970 b).

L. m. manilensis MAYNE : au moins les formes sud-chinoises (25° lat. : 3-4 générations annuelles : MA, 1958).

L. m. cinerascens, au moins dans le traitement de laboratoire de LE BERRE (1958) : également « polyvoltin ».

b) *L. m. rossica* et *migratoria*, objets de nombreux travaux en Russie, dont ceux de KOULAGIN, de ZAMBIN, de KOZHANCHIKOV, de YAKIMOVICH : forte diapause de l'embryon décrit par SHUMAKOV et YAKIMOVICH (1950).

L. m. gallica de la côte atlantique, très approfondi par LE BERRE (1951 a, 1958), homologue des précédents à ce titre.

c) Moins sérieusement étudiées, des formes souvent bivoltines dans la nature, ou présentant un mélange d'œufs avec et sans diapause, comme :

migratoria de Russie méridionale, pouvant être reconnu comme tel depuis plus d'un siècle, ayant pu donner lieu à des interprétations polémiques en rapport avec les observations de PLOTNIKOV (1915, 1927) et de MAKALOVSKAIA (1925) et pour lequel de nombreux cas de seconde génération sont rapportés par OLSUFIEV (1930) et d'autres auteurs :

la « race de Palavas » (LE BERRE, 1958) ;

une forme signalée comme intermédiaire entre *manilensis* et *migratoria* par TSYPLIENKOV (1959), des dépressions du Sin-Kiang ;

manilensis vers les latitudes 30-35°, très étudiée depuis 20 ans (QUO FU, 1956 ; IOUI TCHI-TSZIN et coll. 1958 ; MA, 1958).

C'est à la suite de la répétition de corrélations saison/diapause embryonnaire que le travail a été orienté et étendu d'une souche à une trentaine d'autres, pour préciser les interférences entre plusieurs facteurs dont les principaux sont signalés ci-après et les catégories de développement de l'œuf.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Larves et adultes, quelle que soit leur origine, sont traités sous un même régime thermopériodique : depuis 23°C, chauffage pendant 8 h atteignant 42° avant le refroidissement. Les œufs sont traités selon des variantes thermiques, à température constante pendant toute l'incubation (de 3 en 3 degrés de 19 à 40°) ou à trois niveaux distincts pour pré-, post- et diapause. Les niveaux densitaires ne portent que sur la génération parentale étudiée ; les adultes mutilés avant maturation sont supprimés — sauf indication contraire. L'alimentation est asaisonnière : blé d'environ 14 cm et son.

La photopériode est appliquée depuis le 3^e stade — sauf expressément signalé —, indépendamment de la thermopériode ; elle est fixe ou variable et, dans ce cas, en rapport avec la latitude d'origine. Celle à laquelle géniteurs et stocks sont soumis est entre 10 et 12 h.

Sauf en vue de sélections délibérées, les lignées sont conservées : en utilisant la période moyenne de reproduction ou toute la production d'oothèques entre deux générations, 2^e en évitant tout risque connu de non-participation d'adultes à cette reproduction, 3^e par l'emploi de photopériodes et températures d'incubation assurant soit 0 p. 100 soit 100 p. 100 de diapause dont la levée est réalisée après un refroidissement de durée étalonnée. Un contrôle standard est effectué à chaque passage de génération des souches en réserve : fertilité sur 4 jours consécutifs et qualité des embryons pour 12 oothèques.

A. — Le facteur photopériodique dans la maturation

La longueur du jour, dont l'effet est signalé depuis peu dans quelques publications, chez *Locusta migratoria*, intervient directement de la façon suivante :

1^o Des souches, en particulier celles originaires des latitudes 42-46° N, montrent, pour les populations denses qu'on en forme, une fertilité réduite ou nulle aux *longues photopériodes* constantes, par exemple :

- ssp. *gallica* REM., « Audenge » (France, Gironde),
- race « Palavas » = ssp. *remaudieri* HARZ (France, Hérault),
- ssp. *cinerascens* FABR., « Ceinturon » (France, Var).

La communauté de réaction de ces souches, et d'autres des mêmes zones géographiques, est donc sans rapport avec leur statut taxonomique ; ceci reste vrai pour un matériel plus oriental dont :

- ssp. *cinerascens*, « Savio » (Italie, prov. Ravenna : pineta di Cervia),
- « race Ulcinj » (Yougoslavie, Crna Gora : Zogajsko blato),
- ssp. ? (affinité avec *gallica* et *rossica*), « Magadino » (Suisse, Ticino),
- ssp. *migratoria* L., « Kazalinsk » (Kazakhstan, Kzyl-Orda).

2^o Les souches de ce type réagissent aux *photopériodes variables* qui évoquent de près les cycles correspondant à leur origine, lesquels provoquent un retard de maturation pendant l'été (VERDIER, 1964 a, 1970 c).

3^o Aux longs délais de maturation et faible fertilité, sont encore associées, dans le *syndrome d'inhibition*, une longévité accrue, une diminution de la consommation alimentaire (cf. DARJO, 1969 b), une faible mobilité cependant liée à une grande excitabilité. Le non-jaunissement des mâles est en rapport avec une inhibition directe de leur comportement sexuel (cf. PEREZ, VERDIER et PENER, 1971 : souche « Panzano » (Italie, prov. Gorizia)), bien que des spermatozoïdes apparaissent dans les vésicules séminales et que les glandes annexes soient fonctionnelles (cf. CANTACUZENE, 1968).

4^o Des souches à peine plus méridionales ont une réaction *réduite* en intensité et les photopériodes inhibitrices peuvent être plus courtes que dans les cas précédents : ainsi, pour un ensemble supposé représenter *cinerascens* :

- « Lagoa de Albufeira » (Portugal, Estremadura),
- « Terra nostra » (Espagne, Castellon),
- « Castel Sardo » (Sardaigne, prov. Sassari),
- « Laurentum » (Italie, prov. Roma).

Les souches les plus septentrionales ont également une réaction atténuée :

- ssp. *gallica*, « Larmor Baden » (France, Morbihan),
- ssp. *rossica* UV et ZOL. ?, « Łaszówka » (Pologne, Koziénice : puszcza Koziénicka).

5° Les souches de la zone intertropicale testées apparaissent presque *indifférentes* à la longueur du jour ; peu ont pu être observées :

- ssp. *migratorioides* R. et F., « Mali-Labo » (Mali, lac Debo : 15° N.),
- ssp. *migratorioides* « Pretoria » (S. Africa, Transvaal : 25° S),
- ssp. *capito* SAUSS. (= *migratorioides* ? !), « Betioky » (Madagascar, Tulear : 24° S.),
- « race Océan Indien » : ici « Convalescence » (Grande Comore : 12° S.).

De faibles différences concernant la maturation et quelques conséquences de celle-ci sont notées, en accord avec celles signalées par nos collègues ALBRECHT et CASSIER (1965) (et in CASSIER, 1966).

6° Le passage brutal d'une population représentant une souche sensible de 12 h à 16 h/24. une fois la maturation engagée, montre que celle-ci est *irréversible* (VERDIER, 1969 a). Inversement, le passage de 16 à 12 h montre que les quatre premiers stades larvaires sont *insensibles* et que la soumission des adultes à ce second régime assure leur maturation après un délai homogène quel qu'en soit l'âge (VERDIER, 1969 b).

Des populations soumises à différentes photopériodes variables naturelles (pour 46° : « Kazalinsk ») liées à différentes dates d'éclosion possibles : avril à juillet, présentent des délais de maturation et niveaux de fertilité correspondant aux conclusions précédentes et aux données épidémiologiques signalées pour la région d'origine ; des variantes expérimentales portant sur température et humidité montrent que la photopériode est le stimulus et non ces deux autres paramètres climatiques (VERDIER, 1970 c).

7° La comparaison de populations de souches sensibles évoluant sous photopériodes constantes distinctes d'heure en heure montre que la gradation des réponses peut être échelonnée entre diverses limites : de 9 à 14 h (« Uncinj »), de 11 à 16 h (« Salins d'Hyères » France, Var), de 13 à 18 h (« Kazalinsk »).

L'intensité de l'inhibition diminue pour des populations sous plus faible densité : délais de ponte et fertilité sont alignés pour cinq densités étudiées, mais il persiste un effet pour animaux isolés. Le mâle, sensible, associé à la femelle indifférente d'une autre souche, dans une population sous longue photopériode, assure la fécondation de celle-ci ; la mutilation des jeunes adultes maintenus sous cet éclaircissement inhibiteur entraîne la maturation d'une fraction appréciable des animaux (VERDIER, 1970 c).

8° La non-maturation des femelles sensibles est accompagnée de résorption ovocytaire. Un cycle de vitellogenèse, plus rarement un second, peut être induit par l'implantation de *corpora allata* actifs de l'un ou l'autre sexe (cf. DARJO, 1969 a) et une efficacité plus durable est obtenue avec l'injection de broyats de la partie médiane de protocérébrons provenant d'adultes au-delà des premiers jours de la vie imaginaire (cf. DARJO et VERDIER, 1970).

B. — Facteurs divers du développement embryonnaire

1. Aptitude à la diapause et température d'incubation.

Une aptitude moyenne est déterminable pour une souche précise, tous autres facteurs étant contrôlés ; une comparaison est, alors, possible entre les souches. Les aptitudes-limites peuvent être connues en testant différentes températures, les limites étant vers 15°C pour le seuil de développement et vers 40° où la létalité commence. Le classement en trois catégories, signalé plus haut, apparaît alors excessivement rigoureux mais, pratiquement, les trois exemples donnés (tabl. 1) peuvent les représenter, obtenus de plusieurs milliers d'œufs pour chacun, produits par des parents de tous âges ayant vécu avec 12 h d'éclaircissement.

Les souches de régions intertropicales de basse altitude se rapprochent de « Betioky », celles des régions méditerranéennes donnent une variation comparable à « Santa Maria » (Açores), les plus septentrionales ont des diapauses aussi fortes que « Kazalinsk ». D'une façon générale, il semble que le niveau moyen de diapause (pourcentages pour ponte à 12 h) et son intensité sont en accord avec la température hivernale dont l'isotherme de janvier est une indication pratique (hémisphère nord).

A partir d'une information suffisante, et en utilisant de courtes photopériodes pour le matériel des régions chaudes et de longues pour celui des régions froides, il apparaît qu'aucune souche ne possède une diapause strictement obligatoire ou absolument impossible, de celles actuellement observées.

Ces caractéristiques restent vérifiables après une vingtaine de générations au laboratoire, sous réserve qu'aucune sélection ne soit intervenue ; elles représentent une donnée génétique fondamentale.

2. Possibilité de sélection.

La variabilité morphologique (« *danica* » et « *migratoria* ») montrée par l'espèce — et qui n'a pas toujours été interprétée comme effet de groupe — et la possibilité de production des deux types d'œufs souvent considérés comme qualitativement irréductibles, ont entraîné des auteurs à voir dans chaque type morphologique extrême et dans chaque type de développement de l'œuf les caractéristiques d'une espèce — plus tard d'une sous-espèce. En fait, la variabilité de ces deux groupes de caractères, et d'autres, est très grande, et l'on peut reconnaître une continuité complète des cas individuels. Le travail de PLOTNIKOV au Turkestan a pu donner lieu à un réexamen sur une souche de l'Europe atlantique présentant les mêmes problèmes (REMAU-DIÈRE, 1948 ; LE BERRE, 1951 a) : la souche « Andernos » (France, Gironde) produit des œufs se développant entre 14 et 156 jours à 33° (LE BERRE, 1952) dont 1 p. 100 sans diapause, 5 p. 100 à diapause « intermédiaire » et 94 p. 100 à « diapause vraie ». La somme des deux premières catégories augmente au cours des générations pour lesquelles la 3^e est éliminée : 6, 11, 20, 55, 70 p. 100, pour des parents sous éclairage permanent. LE BERRE (1958) donne, encore, pour un certain départ complexe de la même souche, la progression de 48 à 100 p. 100 de diapause en 3 générations et celle de 48 à 0 p. 100 en 4 générations : pour des sélections opposées.

TABLEAU I

Pourcentage d'œufs à diapause à différentes températures d'incubation
Trois souches ; pontes de différents âges de parents sous photopériode 12 heures

Souches témoin	Isotherme mois froid	Températures d'incubation						
		19°	22°	25°	28°	31°	34°	37°
<i>Capito</i> « Betioky », S. Madagascar	+ 11° (juil.)	1	0	0	0	0	0	0 %
s/sp. ? « Sta Maria », îles Açores	+ 6° (janv.)	98	62	43	13	2	1	2 %
<i>Migratoria</i> « Kazalinsk », Kazakstan	— 29° (janv.)	100	100	100	100	100	99	99 %

Devant cette régularité cohérente, on pourrait s'étonner de la succession signalée par SLIFER et KING (1961) chez *Melanoplus differentialis* : au cours de 12 générations d'une sélection anti-diapause, la séquence des pourcentages est : 2, 10, 6, 46, 72, 65, 33, 48, 42, 53, 69, 59. J'en propose l'interprétation suivante : compte tenu des méthodes d'élevage utilisées pour ce matériel (SLIFER, 1930), des facteurs climatiques liés au Laboratoire de Zoologie de l'Université d'Iowa (42° N). interviennent dans l'expression d'un caractère dont la ligne générale de sélection montre, cependant, le déterminisme génétique. En effet, dans le cas de *Locusta*, pour lequel le caractère en voie de sélection progresse régulièrement en conditions rigoureusement maintenues à travers les générations, une illumination irrégulière donne des réponses comme celle signalée pour *Melanoplus*. Ainsi :

— de la souche « Carnon » (France, Hérault), à faible aptitude à la diapause : le niveau de celle-ci, en pourcentages est représenté pour des populations dérivant les unes des autres : à partir d'œufs à diapause (CnD) ou sans diapause (Cn'S) ; elles sont soumises, au cours d'une généalogie de plusieurs années, à un facteur saisonnier variable : l'éclairement, alors que température et alimentation sont régulières. On voit que le niveau de diapause (non constant au cours de la ponte d'une population) montre, pour la série à diapauses cumulées C₁A, C₂D, C₃D, C₄D, une progression pour les 3 premières générations, puis une régression ; pour la séquence... C₃S, C₄S¹, C₅S₁/C₅S₂, C₆S, C₈S, C₉S, C₁₀S, C₁₁Sa, aucune chute régulière des niveaux n'est visible. Il apparaît, d'autre part, que toute la production d'œufs serait à considérer, et non un faible échantillon comme on a pu le faire, les valeurs moyennes (12 jours de ponte) pouvant aller de 0 à 80 p. 100 (C₄D) ou de 0 à 45 p. 100 (C₈S) (cf. 6°-7° a) (fig. 1).

— de la souche « Vannes » (France, Morbihan), à très forte aptitude : le traitement comparable de générations successives (fig. 2) vers la diapause (V_nD) ou contre ($V_n'S$) montre, pour la généalogie favorable au premier type, une stabilité entre les extrêmes V_1D et V_4D_1 représentés, séparés par deux générations régressant : V_2D_2 et V_3D_3 lesquelles ont été décalées de quelques semaines vers l'été ; la séquence de sélection anti-diapause V_1S , V_3S_1/V_3S_2 , V_4S_1/V_4S_2 , V_5S_1/V_5S_2 , V_6S_1/V_6S_2 , V_2S_1/V_7S_2 , V_8S montrerait plutôt l'anarchie d'un protocole qui néglige le paramètre saisonnier ; or — au moins pour les types sans diapause —, il importe de confronter des saisons distinctes, deux pour le bivoltinisme, pour apprécier l'efficacité écologique résultant de l'élimination d'un type d'œufs. Par contre : C_3D (3 générations vers la diapause) s'oppose bien à C_9S (9 générations contre), CED montre plus de diapause que C_6S , V_1S plus que V_8S , V_1D que V_6S_3 : comparaisons sous éclaircissement identique, quel qu'il soit.

Le succès, de toute façon, de la tendance générale selon ce système avec ses distorsions, et surtout par la progression régulière sous photopériode constante (ou sous apériodisme comme avec LE BERRE), confirme le caractère génétique du déterminisme, mais semble faire dépendre la manifestation d'une condition climatique : celle dont le rôle dans la maturation a été indiqué ci-dessus précisément efficace dans les deux souches illustrées ici.

3. Diapause après métissage.

L'analyse d'un métissage entre deux souches géographiquement peu éloignées a été faite par LE BERRE (1958) : de Gironde ? et de Hyères. Ceux que nous avons réalisés tendent à prouver que des souches plus éloignées, sans relations d'échanges raisonnables, sont interfécondes sans parthénogenèse ; ils peuvent renseigner sur la transmission des aptitudes à la sensibilité à la photopériode en particulier (cf. VERDIER, 1970 *c*) et du type de développement embryonnaire. A ce sujet, il est seulement possible ici de résumer en observant que les embryons métis sont intermédiaires entre ceux des souches parentales, mais avec une certaine matroclinie (cf. LE BERRE, 1958). Ainsi, en ne considérant que la F_1 de géniteurs groupés maintenus à 12 h, dans la partie médiane de sa production, ces œufs étant soumis à diverses températures (retenues compte tenu de l'aptitude propre des parents), quatre exemples sont donnés (tabl. 2), portant sur les croisements :

- « Kazalinsk » (Kazakstan, tr. forte diap.) $\times$ « Debo » (Mali, apt. pr. nulle).
- « Łaszówka » (Pologne, tr. forte diap.) $\times$ « Betioky » (Madag. S, faible apt.).
- « Audenge » (France S.O., forte diap.) $\times$ « Anamour » (Turquie S, faible apt.).
- « Rabita » (Espagne S, faible apt.) $\times$ « convalescence » (Comores, tr. faible).

TABLEAU 2

Pourcentage d'œufs à diapause pour les deux sens du croisement dans 4 exemples de métissage ; période médiane de reproduction ; deux températures d'incubation

La souche à plus grande aptitude à la diapause est soulignée

	Temp. incub.			Temp. incub.			Temp. incub.			Temp. incub.	
	28°	38°		19°	38°		19°	38°		19°	34°
fem.			fem.			fem.			fem.		
Kaz $\times$ Debo	49	10	<u>Łas</u> $\times$ Bet	100	10	Aud $\times$ Ana	100	25	Rab $\times$ Con	100	0 %
Debo $\times$ <u>Kaz</u>	0	0	Bet $\times$ <u>Łas</u>	98	0,3	Ana $\times$ <u>Aud</u>	66	12	Con $\times$ <u>Rab</u>	6	0 %

4. Répartition dans l'oothèque.

Des oothèques incubées en position normale, inversée ou horizontale, indépendamment d'un léger gradient thermique pouvant exister dans l'étuve, en conditions d'hydratation standard excluant les risques de quiescence par dessiccation ou asphyxie, montrent une répartition sensi-

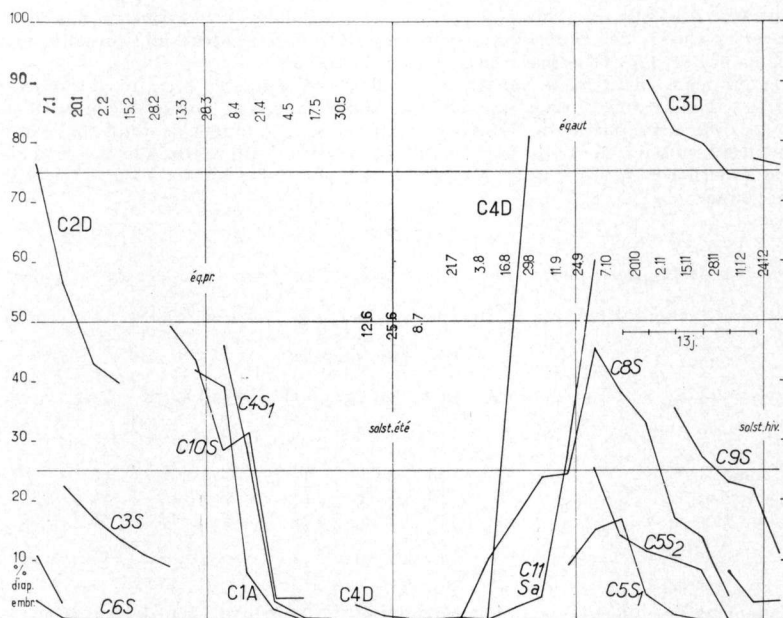


FIG. 1. — Courbes de pourcentages de diapause pour différentes populations, inégalement sélectionnées, de la souche « Carnon »

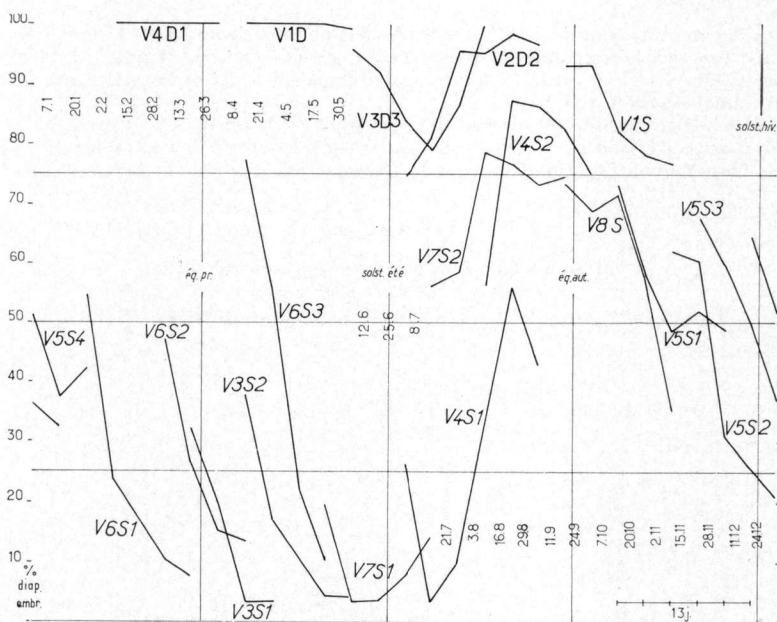


FIG. 2. — Courbes de pourcentages de diapause pour différentes populations, inégalement sélectionnées, de la souche « Vannes »

Les populations évoluent à diverses périodes de l'année ; les pourcentages de diapause, pour 13 jours à 30-31°, relevés tous les 13 jours, dépendent de la photopériode (cf. § B 6-7° a)

blement graduée des œufs des deux types. Ainsi, pour « Palavas », des échantillons retenus pour couvrir diverses classes de pourcentages globaux (tabl. 3) présentent une proportion d'œufs à diapause plus élevée dans la partie supérieure de l'oothèque.

Un tel gradient, identifiable sur un échantillon suffisamment fort, existe dans d'autres souches. Il est, apparemment, sans rapport avec l'environnement physique éventuellement distinct pour les différentes parties de l'oothèque dont les œufs occupent de 3 à 8 cm ; son efficacité possible peut être mise en doute du fait des différences effectives, thermique en particulier, dans les horizons superficiels du sol ; l'interprétation de la valeur adaptative du fait, s'il en existe une, reste conjecturale.

TABLEAU 3

Type de répartition des pourcentages d'œufs à diapause pour 3 niveaux dans l'oothèque

Oothèque complète	Classes de % diap.									
	0-10	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70	70-80	80-90	90-100
% dans 1/3 supér.	12	23	36	42	64	70	71	85	89	98
% dans 1/3 médian	3	10	25	35	47	57	64	80	82	95
% dans 1/3 infér.	4	9	15	28	27	35	58	65	83	95

L'écoulement des ovocytes vers le vagin semble se faire avec peu de perturbation depuis l'ordre des ovarioles dans les oviductes : il est tentant de considérer ce gradient, comme ceux de poids, de couleur des néonates, etc., comme étant établi en rapport avec des inégalités métaboliques selon l'axe antéro-postérieur au cours de la vitellogenèse.

5. Effet de la densité.

La densité parentale pour des souches sensibles à la photopériode, affecte la proportion d'œufs aptes à la diapause aux éclaircissements supérieurs à 12 h, selon la relation suivante : $\times$ forte densité : maturation tr. lente/faible fertilité — faible p. 100 diapause $\times$ faible densité : matur. ralentie/ fertilité moyenne — fort p. 100 diapause.

L'opposition entre conditions densitaires augmente avec la durée de l'éclairement (et dépend de l'âge des parents). L'effet peut être illustré par le contraste forte densité/isolés de 4 lignées de « Palavas » inégalement sélectionnées, sous la photopériode parisienne (tabl. 4) dont les œufs

TABLEAU 4

Type de décalage dans les pourcentages de diapause
entre oothèques d'isolés et de groupés ;
4 populations de souche « Palavas » évoluant pendant l'été

		21	4	17	30	12	25	1	22	3	16	29	11	24			
		avr.	mai	mai	mai	jun	jun	juil	juil	aoû	aoû	aoû	sep	sep			
... pop. A	{ is.	80	86	82	99												
	{ gr.	97	89	77	63												
pop. B	{ is.	97	57	92	95	99	%										
	{ gr.	97	72	52	16	10	%										
							21	40	69	59	66				is.	} pop. C	
							12	9	38	43	44				gr.		
										93	93	98	76	77	is.	} pop. D...	
										49	87	89	90	88	gr.		

sont incubés à 31°, les adultes ayant effectué leur mue imaginaire postérieurement au 22 mars et dont la vitellogenèse (favorisée par la sex-ratio et des mutilations) s'étend jusqu'à fin septembre.

On rapprochera cet effet de celui signalé plus haut quant à une sensibilité différentielle de la maturation, entre niveaux densitaires, à la photopériode.

6. Effet de la photopériode.

7. Effet de l'âge des parents.

Il s'agit de deux facteurs intéressants, car jouant à l'intérieur d'un déterminisme génétique limitant, l'hétérogénéité dans l'oothèque et l'effet densitaire étant entendus, et dont l'amplitude de l'effet est d'un ordre de grandeur comparable à celui lié à la température d'incubation. Il est possible de résumer en disant que les photopériodes supérieures à 12 h diminuent le niveau de diapause des pontes pour les souches sensibles qui y sont soumises ; mais les fortes variations au cours de l'activité sexuelle des parents (10 à 24 semaines) obligent à considérer ces deux facteurs conjointement.

a) Photopériodes variables.

Nous avons vu que les figures 1 et 2 montrent bien autre chose que des niveaux à comparer entre populations dérivées par sélections d'une souche unique. Le niveau de diapause n'est presque jamais une valeur fixe pour ces géniteurs soumis pendant quelques semaines à des photopériodes passant d'environ 8 h le 22-12 à environ 16 h le 22-6. L'aspect général de ces deux familles de courbes est le même, commun aussi à d'autres souches ; 134 d'entre elles actuellement portées sur graphique occupent densément l'espace de 0 à 100 p. 100 au long des quatre saisons — desquelles la seule période mi-juillet à fin octobre a une signification écologique. L'ensemble appelle quelques remarques :

- ne restent à un palier constant, au cours des pontes, que les niveaux 0 et 100 p. 100 : il s'agit de celles pour lesquelles la température arbitraire est inadaptée ; à plus faible température, une partie des œufs d'une série 0 p. 100 entrerait en diapause et à plus forte température, le plateau 100 p. 100 s'infléchirait ;

- la plupart des courbes montrent une baisse de diapause entre les premières et les dernières pontes de la population : octobre à juin ;

- les seules courbes ascendantes ou segments ascendants concernent la période juillet-septembre et correspondent à trois types :

- chute puis ascension : exemple populations V_3D_3 , V_7S_1 , C_4D ou la variante $C_{11}Sa$ ayant commencé au niveau non-analytique 0 p. 100 ;

- chute, montée et nouvelle baisse : exemple V_4S_1 : cas liés à une longue période d'activité sexuelle ;

- ascension puis chute : exemple V_4S_2 , C_8S ;

la période d'activité reproductrice phénologiquement normale, est, précisément, liée à ces courbes complexes.

Pour le matériel figuré ici, univoltin dans la nature avec possibilité limitée de bivoltinisme pour « Carnon », la ponte doit s'effectuer entre l'inversion de tendance de juin-juillet (les adultes apparaissent fin juin-début juillet) et après l'inversion d'automne ; celle-ci se situe, selon l'histoire individuelle des populations, fin août-début septembre. Il n'est pas possible de discuter ici la possibilité d'hibernation des adultes de 2^e génération dont la ponte est potentiellement reportée à la fin du printemps.

Il apparaît que l'aptitude de la suite des oothèques varie dans le même sens que les températures moyennes au sol dans la période de ponte et que ce système « de double assurance » favoriserait les premiers œufs à produire une seconde génération et les derniers à hiverner, dans la période centrée sur août. Quelle peut être, dans cette dynamique, la part des photopériodes évoluant ?

b) Photopériodes constantes.

Pour ces souches sensibles, des photopériodes fixes, antiécologiques, peuvent permettre d'interpréter les données précédentes. Trois exemples sont donnés (tabl. 5), portant sur l'incubation à 31° de l'ensemble des œufs regroupés par semaines, de populations évoluant à 10, 14 ou 16 h, pour 3 souches :

- « Vannes » : 10^e génération sélectionnée antidiapause,
- « Ceinturon » (France, Var), pratiquement non sélectionnée,
- « Savio » (Italie, prov. Ravenne), non sélectionnée.

En généralisant, compte tenu d'autres cas (VERDIER, 1967, 1970 *b*, non publiés), on peut conclure que :

- (de 8) à 12 (— 13) h, la proportion d'œufs à diapause diminue en liaisons avec l'âge croissant des parents, dans les mêmes limites ;
- vers (13 —) 14 (— 15) h, le niveau varie peu ou reste stable ;
- vers (15 —) 16 (— 18) h, la diapause augmente avec l'âge des parents.

Aucune règle ne peut être donnée, qui ne tiendrait pas compte de la photopériode, constante ou variable, en faveur d'une diminution ou d'une augmentation de diapause liée à l'âge seul des reproducteurs (cf. MATTHEE, 1951, sur *Locustana pardalina* : faible augmentation pour 1 320 œufs récoltés en trois temps sur un mois).

Non seulement l'emploi de températures différentes d'incubation et de photopériodes distinctes amoindrit le contrôle génétique du développement, rendant l'opposition diapause/non diapause incertaine, mais, pour chacun de ces types, photopériode et densité peuvent séparer les œufs par la vitesse de leur évolution ou l'intensité de leur diapause. Ainsi, pour les embryons à développement direct, dans une série expérimentale de parents soumis soit à de courtes soit à de longues photopériodes, la morphogénèse se fait à des vitesses différant de l'ordre de 15 p. 100 de la durée, les plus rapides provenant de jours longs ; le palier « 0 p. 100 » de diapause pourrait, avec ce complément d'observations, disparaître, — de même que le palier « 100 p. 100 » serait à moduler en considérant l'intensité de diapause des lots d'œufs successifs.

TABLEAU 5

Exemples d'évolution des pourcentages de diapause
au cours du vieillissement des parents

Photopériodes courte, moyenne et longue ; 3 souches

Vannes			Ceinturon			Savio			Semaine
phot. 10	phot. 14	phot. 16	phot. 10	phot. 14	phot. 16	phot. 10	phot. 14	phot. 16	
43	44	} 1	5	3	0	32	60 {	1 {	3 ^e
23	28		5	1	0	28			4 ^e
14	20	3	3	6	0	26	31 {	39 {	5 ^e
15	28	9	2	3	2	11			6 ^e
12	30	16	2	1	2	11	36	38	7 ^e
5	34	23	2	1	2	6	8 ^e		
8	33	25	0	1	2	31	27	54	9 ^e
10	} 22	35	0	1	4	2	19		10 ^e
		} 35	} 0	7	14	0	19	21	11 ^e
				1	18 {		19		12 ^e
		3		14 ^e			26		13 ^e
					14		19		14 ^e
					19	0		87	15 ^e
					17				
					5				17 ^e
									18 ^e
									19 ^e
									20 ^e
									21 ^e

La difficulté d'appréciation, ou son impossibilité, du rôle de ces deux facteurs intriqués est seulement rencontrée lors de l'étude de souches à très forte ou à très faible aptitude à la diapause. Cependant, l'abaissement du niveau de diapause par sélection (exemple « Vannes », tabl. 5), ou le traitement préalable à 12 h d'une souche inhibée sous longue photopériode suivi d'un transfert à 16 h (exemple « Kazalinsk », VERDIER, 1970 *c*) permettent de faire entrer les formes à forte diapause dans les catégories de réponses indiquées. Inversement, l'incubation à une température inférieure à 31° — à la limite vers 19° — permet de déplacer les pourcentages de diapause sur une

plus vaste échelle que celle donnée (tabl. 5) pour « Ceinturon » qui peuvent rester vers 95 p. 100 et non 5 p. 100 et descendre vers 20 p. 100 ensuite. Des souches à aptitude réputée nulle, ou très faible, peuvent aussi, considérées dans les premiers temps de leur reproduction sous jours courts, montrer un niveau faible (« Mali » et « Betioky », VERDIER, 1970 a) ou appréciable (« Pretoria », « Convalescence », VERDIER, 1970 b) de diapause embryonnaire. On notera, à propos de ces souches, que les longues photopériodes des tests standard (ou les reproductions d'été dans les laboratoires européens pourvus de fenêtres) sont très éloignées des réalités de basses latitudes d'où provient ce matériel, données auxquelles ces formes peuvent être adaptées ou auxquelles elles ont à réagir en tout cas : une diapause embryonnaire est donc (mais aussi pour d'autres raisons), une possibilité dont la réalisation n'est pas à éliminer, en principe, sur le terrain.

TABLEAU 6

*Évolution des pourcentages de diapause au cours du vieillissement des parents
d'une souche très peu sensible à la photopériode*

6 éclaircissements ; incubation à 19°

Convalescence						
	photop. 11	photop. 12	photop. 13	photop. 14	photop. 15	photop. 16
Oothèques	= 290	= 295	= 263	= 270	= 286	= 249
Semaine	% nb dp ooth obs	% nb dp ooth obs	% nb dp ooth obs	% nb dp ooth obs	% nb dp ooth obs	% nb dp ooth obs
2 ^e	100 (21)	97 (22)	70 (18)	56 (20)	69 (19)	62 (21)
3 ^e						
4 ^e	69 (17)	66 (20)	42 (18)	16 (17)	17 (16)	29 (16)
5 ^e	73 (17)	61 (19)	34 (17)	26 (19)	33 (18)	23 (18)
6 ^e	66 (14)	42 (16)	21 (17)	12 (15)	24 (17)	17 (15)
7 ^e	29 (17)	13 (17)	16 (12)	6 (18)	8 (14)	12 (16)
8 ^e	41 (8)	16 (11)	28 (5)	3 (6)	12 (12)	32 (6)
9 ^e	30 (5)	91 (3)	82 (2)	35 (5)	53 (3)	37 (6)
10 ^e	91 (-)					
11 ^e	92 ()				82 (2)	
12 ^e						

De ces souches, celle de la plus basse latitude actuellement testée, « Convalescence » (11° 40 S.) semble être, effectivement, à peu près dépourvue d'un système de réponse aux longues photopériodes ; l'alternative menant à une seule génération annuelle serait une adaptation fine aux variations photopériodiques de faible amplitude comme celle connue (NORRIS, 1959) efficace chez *Nomadacris septemfasciata* des mêmes latitudes. Cette souche est pratiquement insensible à la durée de l'éclaircissement pour sa maturation : rapidité et fertilité. Son aptitude à la diapause, faible dans l'absolu mais intéressante étant donnée la latitude, doit certainement être mise en relation avec les températures minimales qui existent vers 2 000 m (origine : cf. DESCAMPS et WINTREBERT, 1969) ; elle est bien décelable par incubation à 19° et montre une évolution comparable aux 3 plus faibles photopériodes indiquées (tabl. 6) qui sont géographiquement raisonnables et aux plus longues : chute puis remontée des fréquences au cours du vieillissement parental. L'interprétation phénoménologique n'est guère possible, mais l'absence de contraste entre évolutions sous courte et sous longue photopériode n'en n'est pas moins nette, opposant une telle forme à celles de hautes latitudes. L'interprétation physiologique pourrait considérer l'interférence de deux facteurs dont les conséquences seraient antagonistes : l'un actif pendant la première partie de la vie sexuelle, l'autre dominant pendant la seconde partie et aucun n'étant — pour ce matériel — dépendant de la photopériode. Il est difficile de dire si cette évolution est, seulement par hasard, comparable à celle qui exige, pour les souches sensibles, une soumission aux photopériodes naturelles entre juin et août (comme V_3D_3 ou V_7S_1 de la figure 2).

CONCLUSION

L'essentiel des études de laboratoire sur le développement de *Locusta* a été effectué sur une forme africaine à peu près insensible à la photopériode ; le matériel de Russie, vraisemblablement sensible dans son ensemble, n'a pas été envisagé dans cette direction ; le travail sur les « Caractères biologiques des *Locusta* de la faune de France » a été conduit en condition lumineuse apériodique. Cependant, un tel stimulus est reconnu responsable des déclenchements et blocages de nombreux mécanismes physiologiques du développement, en particulier chez les Insectes ; l'auteur considère qu'il en est effectivement ainsi pour l'espèce complexe qui nous intéresse, et pense qu'on peut tenter de proposer un modèle de ses effets.

Mais l'intérêt et la complication dérivent de deux faits : il semble bien exister une variation géographique des aptitudes à la réponse au stimulus, comme celle décrite par DANILEVSKII ou MASAKI chez des Lépidoptères — un couplage d'effets au niveau de deux stades existe dans les cas complexes.

Il est suggéré que, de proche en proche, les populations naturelles sont différemment adaptées, passant d'un état neutre depuis les régions équatoriales vers une forte sensibilité autour du 45° degré de latitude ; dans des limites thermiques, hygrométriques et trophiques non restrictives, la photopériode peut alors conditionner le délai de maturation d'animaux dont le développement larvaire n'apparaît jamais lié à ce facteur ; les mâles ne transféreront leurs spermatophores et les femelles n'assureront une vitellogenèse typique que lorsque la longueur du jour décroissante aura atteint un niveau caractéristique. L'appartenance du matériel à une unité ou une autre, s/spécifique, raciale, écotypique, décrite par les morphologistes est sans rapport avec l'intensité d'une éventuelle sensibilité, alors que l'état phasaire la conditionne partiellement.

Cette situation, entraînant la ponte à être réalisée à des périodes particulières de l'année, doit contribuer à diminuer les risques d'une génération ultérieure trop rapprochée, en particulier d'une génération automnale dont le développement ultérieur serait compromis.

S'il est possible, dans une première approximation, de distinguer entre souches « sans » diapause embryonnaire et à diapause « obligatoire », ce partage ne peut rendre compte des formes de régions climatiquement intermédiaires. Il semble que la question ait pu être obscurcie par l'importance accordée aux espèces et « races » comme pouvant correspondre à un type défini d'embryogenèse, par la référence à des données phénologiques variables d'une année à l'autre et non quantifiées, par la priorité accordée tantôt au déterminisme génétique absolu, tantôt au conditionnement des œufs, et par le fait que des expériences non confrontables entre auteurs ont pu porter sur un petit nombre de cas représentant une variété trop faible de formes. Les limites, toutes arbitraires qu'elles sont, entre catégories de développement, sont, en tout cas, facilement déplacées par le seul facteur thermique, diverses souches passant de 0-5 p. 100 à 95-100 p. 100 de diapause de ce seul fait. Or une température moyenne du sol dépend déjà de la durée d'insolation.

En fait, le type moyen de développement ne dépendra pas seulement de cet effet

physique direct de la photopériode : celle-ci intervient, antérieurement à l'incubation, en conditionnant l'aptitude des œufs à entrer ou non en diapause. Cette aptitude est de plus en plus faible de la fin du printemps à l'été et de plus en plus forte au cours de celui-ci, au fur et à mesure du vieillissement des pondeurs, dans les souches sensibles. L'élevage en éclairage rythmé constant, inepte écologiquement mais justifiable pour l'analyse, montre que ce « vieillissement » programme la séquence des aptitudes à la diapause (qu'une information tirée de peu d'oothèques, en particulier des premières ou des dernières, ne saurait montrer) selon des modalités dépendant du niveau général de la photopériode.

Un déterminisme génétique, confirmé par la sélection et le métissage, stable après de nombreuses générations, est cependant tempéré par une certaine matroclinie et le gradient dans l'oothèque. Mais la réalisation effective dépend largement, dans les limites des possibilités d'une souche, parfois extrêmement larges, de facteurs externes, allant jusqu'à contrer la marche réelle d'une sélection dans une généalogie polyvoltine. La conséquence principale est que les femelles d'une souche sensible qui échappent relativement tôt au contrôle photopériodique par leur position atypique dans la série des variabilités individuelles, produisent des œufs dont la nature permet une seconde génération ; l'inhibition cessant pour l'ensemble de la population, avec la diminution des jours, l'aptitude des œufs change et l'absence de poursuite de cette génération correspondra aux risques augmentés de son insuccès.

Les mécanismes à base photopériodique intervenant dans le déterminisme du cycle dans les zones à 1 et 2 générations sont à opposer à la faiblesse ou l'absence des réactions pour les formes péri-équatoriales ; cette proposition semble découler notamment des résultats acquis sur une souche dont la basse latitude, et la haute altitude d'origine, qui, en assurant une diapause embryonnaire appréciable, permettent l'étude des deux niveaux de réponse.

SUMMARY

EGG DEVELOPMENT IN *LOCUSTA* : RELATIONSHIPS WITH CIRCUMSTANCES OF MATURATION FOR SEVERAL STRAINS

To more general climatic factors known to control *sexual* maturation in the Migratory Locust, length of day must be added : experimentation under constant photoperiod indicates that this locust can behave as a short-day species. Rapid or slow maturation, resulting possibly in a low level fertility, under staggered photoperiods is likely to relate to some field data whose occurrence other climatic, or food, parameters, cannot account for. Both sexes are independently sensitive the more intensely higher the density is, at least with strains from latitude 42-46°, *i. e.* for those associated with the one *versus* two generation (*s*) limit ; conversely, strains from areas where 3 or 4 generations ordinarily occur do fail practically to react to the stimulus.

After reviewing various causes which induce quantitative differences in the patterns of *embryonic development*, the stress is laid on their control through the actual period of egg-laying itself, particularly for strains from the sensitive area referred to above, whose eggs display a balanced ability to enter diapause or not. This does not occur only owing to the average temperature prevailing as a direct consequence of photoperiod, but appears to be also associated with the females producing potentially distinct eggs : long days bring down the proportion of diapausing eggs and short days increase it. Thus, photoperiod can fully account for a spring generation rapidly followed by the fall one which, in turn, produces overwintering eggs.

Such a dependence on light is more restricted for strains from the highest latitudes which have almost an obligatory diapause, and for those from low latitudes whose eggs are hardly able to develop with diapause. According to the origin of locusts, ageing of the parents under a given day-length plays a more or less important role by inducing egg-diapause determination during the whole sequence of sexual activity.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALBRECHT F., CASSIER P., 1965. Influence de la photopériode et de la température sur les élevages de *L. m. migratorioides*, PH. grégaire. *C. R. Ac. Sci.*, **260**, 6449-6451.
- ALBRECHT F., VERDIER M., BLACKITH R., 1958. Détermination de la fertilité par l'effet de groupe chez le Cr. migrateur (*L. m. migratorioides*). *Bull. biol. Fr. Belg.*, **92**, 349-427.
- CANTACUZENE A. M., 1968. Recherches morphologiques et physiologiques. II. Les glandes annexes mâles des Acridiens après l'ablation des corps allates et au cours de la diapause imaginale. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **93**, 545-557.
- CASSIER P., 1966. Variabilité des effets du groupement (effets immédiats et transmis) sur *L. m. migratorioides*. *Bull. biol. Fr. Belg.*, **100**, 135-179.
- DESCAMPS M., WINTREBERT D., 1969. Aperçu de l'Acridofaune comorienne. *Ann. Soc. Ent. Fr.* (N. S.), **5**, 537-568.
- DARJO A., 1969 a. Rôle des *corpora allata* dans le conditionnement photopériodique de la maturation chez *L. m. migratoria*, souche «Kazalinsk». *C. R. Ac. Sci.*, D, **263**, 337-340.
- DARJO A., 1969 b. Influence de la photopériode sur l'activité alimentaire, en relation avec la maturation sexuelle, pour une souche de *L. m. migratoria*, phase grégaire. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **94**, 71-89.
- DARJO A., VERDIER M., 1970. Facteurs cérébroïdes conditionnant la maturation sexuelle dans une souche sensible à la photopériode de *L. m. migratoria*; étude expérimentale. *C. R. Ac. Sci.*, D, **270**, 378-381.
- DOENGINGK A., 1860. Die Wanderheuschrecke (*L. migratoria*) und ihre Verheerungen im Jahre 1860. *Bull. Soc. imp. Nat.*, Moscou, **33**, 531-542.
- FAURE J. C., 1932. The phases of locusts in S. Africa. *Bull. ent. Res.*, **23**, 293-405.
- HAMILTON A. G., 1936. The relation of humidity and temperature to the development of 3 species of african Locusts, *L. m. migratorioides*, *Schistocerca* g., *Nomadacris* s. *Trans. R. ent. Soc.*, **85**, 1-60.
- HAMILTON A. G., 1950. Further studies on the relation of temperature and humidity to the development of two species of african Locusts, *L. m. migratorioides* and *Schistocerca* g. *Trans. R. ent. Soc.*, **101**, 1-58.
- IOUI T. T., QUO FU, TCHEN I. L., TCHIAN F. K., IOUI D. S., 1958. Obraz *L. m. manilensis* MEYEN. *Acta ent. sin.*, **8**, 119-135.
- LE BERRE J. R., 1951 a. Hétérogénéité biologique des populations du Criquet migrateur des Landes *L. m. gallica* REM. (*phasis transiens*). *Rev. Zool. Agr. appl.*, **50**, 57-62.
- LE BERRE J.-R., 1951 b. Action de la température initiale d'incubation sur la diapause embryonnaire du Criquet migrateur des Landes. *C. R. Ac. Sci.*, **232**, 1870-1872.
- LE BERRE J.-R., 1952. Contribution à l'étude du phénomène de la diapause embryonnaire chez un Acridien *L. m. gallica* REM (*phasis transiens*). *Trans. 9th Int. Ent. Congr.*, 1951, **1**, 209-215.
- LE BERRE J.-R., 1958. *Caractères biologiques des Locusta de la Faune de France et étude d'un exemple de diapause*. Thèse 1957, impr. *Ann. Épiph.*, I. N. R. A., 160 pp.
- MA S. C., 1958. The population dynamics of the Oriental Mig. Locust (*L. m. manilensis*) in China. *Acta ent. sin.*, **8**, 1-40.
- MAKALOWSKA W., 1925. Zur Biologie des *L. migratoria* L. (Wanderheuschrecke). *Zool. Anz.*, **64**, 295-306.
- MATTHEE J. J., 1951. The structure and physiology of the eggs of *Locustana pardalina* WALK. *Sci. Bull. Dept Agr.*, S. Afr., n° 316, 83 p.
- NORRIS M., 1950. Reproduction in the African Migratory Locust (*L. m. migratorioides*) in relation to density and phase. *Anti-Loc. Bull.*, **6**, 50 p.
- NORRIS M., 1959. The influence of day-length on imaginal diapause in the Red Locust, *Nomadacris septemfasciata*. *Ent. exp. appl.*, **2**, 154-168.
- OLSUFIEV N. G., 1930. K voprosu o periodichnosti aziat. saranchi. *Tr. Zashch. Rast.*, Ent., **1**, 91-147.
- PEREZ Y., VERDIER M., PENER M., 1971. The effect of photoperiod on male sexual behaviour in a North Adriatic strain of the Mig. locust. *Ent. exp. appl.*, sous presse.
- PLOTNIKOV V. I., 1915. Otchet o diatelnosti Turkest. Entomol. Stat. za 1912, 1913, 1914 i tchastiou 1915 gg. Tachkent, 60 pp.
- PLOTNIKOV V. I., 1927. *Loc. (Pachytylus) migratoria* L. i *L. danica* L. kak sa mostoyatelnye formy i ikh proizvodnye. *Uzb. Opyt. St. Zashch. Rast.* Tachkent, 33 pp.

- QUO FU, 1956. Biological observations on the reproduction of the Oriental Mig. Locust (*L. m. manilensis*). *Acta ent. sin.*, **6**, 145-167.
- REMAUDIÈRE G., 1948. Sur la résistance des œufs de *L. m. gallica* (phase grégaire) au froid et à l'immersion. *Rev. Path. veg. Ent. agr.*, **27**, 25-34.
- SHUMAKOV E., YAKIMOVICH L., 1950. Osobonnosti embrionalnogo rasviiya aziat. sarantchi (*L. migratoria* L.), v svyazi nokotorymi usloviyami vneshnei. *Zool. Zh.*, **24**, 327-340.
- TSYPLIENKOV E. P., 1959. Otchagi massovogo rasmnojenia pereletnoi sarantchi (*L. migratoria*) v Zapadnom Kitai. *Zool. Zh.*, **33**, 867-878.
- VERDIER M., 1962. Rôle annexe de la densité sur la transmission et la diapause embryonnaire chez *L. migratoria* « de Palavas ». *Coll. Int. C. N. R. S.*, **114**, 63-76.
- VERDIER M., 1964 a. Importance de la photopériode pendant la ponte de trois races du Criquet migrant. *Proc. 12th Int. Congr. Ent.*, 409.
- VERDIER M., 1964 b. Effet photopériodique sur la maturation de la fertilité de *Locusta* grégaires du Sud de la France. *Rev. Pathol. veg. Ent. agr.*, **43**, 215-225.
- VERDIER M., 1967. Déterminismes du cycle de développement de *L. migratoria* vers la latitude 44°N : suite à une note de P.-P. GRASSÉ. *Ann. Soc. Ent. Fr. (N. S.)*, **3**, 817-825.
- VERDIER M., 1969 a. Période sensible à la photopériode pour l'inhibition de maturation d'une souche de *L. m. migratoria*, souche « Kazalinsk ». *C. R. Ac. Sci., D*, **268**, 333-336.
- VERDIER M., 1969 b. Diapauses d'une souche de *L. m. migratoria* en phase grégaire et conditionnement photopériodique ; comparaison avec d'autres Acridiens. I. Réponse imaginaire. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **94**, 55-70.
- VERDIER M., 1970 a. Diapause embryonnaire de *Locusta* de basses latitudes : influence de l'âge des parents et de la photopériode. *C. R. Ac. Sci., D*, **148**-151.
- VERDIER M., 1970 b. The different life cycles in *Locusta* : adaptations to latitude and altitude. *Proc. A. L. R. C. jubilee* (sous presse).
- VERDIER M., 1970 c. Some climatic stimuli and biotic reactions involved in the dynamics of a cold desertic climate stock (« Kazalinsk ») of the Mig. Locust. *Conf. bioch. ecol. Plant-par. Relat.*, Budapest (sous presse).

DISCUSSION

DAVID : Avez-vous étudié l'influence de la thermopériode sur la vitalité des élevages ?

Non, pas sérieusement. Mais le « mauvais état » d'élevages de cette espèce, ailleurs, pourrait être une conséquence de l'athermopériodisme. Les fortes variations thermiques nycthémerales dans les stations m'incitent à maintenir ce rythme. Certaines souches gardées depuis une trentaine de générations gardent des fertilité, longévité, viabilité embryonnaire comparables aux performances d'origine.

Quel est le délai qui s'écoule entre la capture d'une souche dans la nature et son étude expérimentale dans diverses conditions photopériodiques ?

Il varie, du fait de l'encombrement des salles d'élevage qui m'empêche de traiter comparablement toutes les souches, comme dépendant du nombre de géniteurs d'origine disponibles, et peut s'allonger pour les observations complémentaires. Je cherche à mener au plus vite un test de base sur une nouvelle souche, pour préciser l'orientation des hypothèses et dans la crainte, malgré tout, d'une perte des qualités originelles ; pratiquement, presque toutes les souches ont subi le test principal aux 2^e ou 3^e générations, ce qui peut représenter 2-3 ans d'attente lorsqu'une diapause embryonnaire forte existe. Deux souches, plus étudiées que d'autres, l'ont été de la 2^e aux 8 ou 12^e générations et je considère leurs dernières données comme représentatives.

RAABE : Avez-vous essayé de modifier les caractéristiques d'une souche donnée en la maintenant pendant un certain nombre de générations dans des conditions de photopériode caractéristiques d'autres souches ?

Avez-vous une idée de l'origine des différences entre les souches ?

Non à la première question, malgré mon intention de le faire mais bien à cause du nombre de témoins à assurer, et parce que l'on pourrait procéder brutalement ou par palier.

L'origine des souches pourrait se concevoir par la sélection naturelle ; on a signalé des mortalités sur le terrain, d'embryons en particulier. Le succès des sélections, très rapide, mène à des lignées qui sont, en fait, adaptées à des situations climatiques graduellement distinctes de celles du type de départ. Les fortes aptitudes de l'espèce doivent, pour certaines routes, mener à une hécatombe — et pour d'autres à l'implantation de fractions plus ou moins élevées de descendants ; les succès de la colonisation ou la moindre prise à la sélection éliminatrice doivent concerner des migrations selon les parallèles. Cette question pourrait certainement donner lieu à un beau travail de bioclimatologie expérimentale, avec de la place.

LEFEUVRE : *Avez-vous enregistré des variations de l'actogramme des Locusta étudiées en fonction de l'allongement de la photopériode. Je pense en effet qu'il peut exister une relation entre l'augmentation de l'activité globale de ces insectes et la baisse de fécondité.*

Non, je n'ai jamais quantifié le comportement, sauf par le décompte régulier des copulations. Mais on est obligé de remarquer que les adultes des souches sensibles, à partir de leur 2^e semaine sont, en jours longs, presque inactifs : ils ne montrent pas les multiples déplacements, en cages, attachés à l'activité alimentaire ou aux parades. Par contre, perturbés mécaniquement ou à la suite de vibrations, ils montrent une excitabilité exceptionnelle — que ceux engagés dans la maturation ont perdu vers la 2^e semaine — : je l'interprète comme parallèle à la période des grands vols dans la nature ; ils volent en effet, dans les cages, se cognant à tout moment aux parois ou battant des ailes, fixés aux supports.

FOURCHE : *Comment explique-t-on l'effet de mutilation sur la maturation des animaux ?*

La régénération (chez le Phasme) est réduite après allatectomie préalable à une amputation. Peut-être la mutilation, ici, entraîne-t-elle le déclenchement d'une activité, peu inhibée, des *corpora allata* dont une autre conséquence serait la levée d'inhibition de la maturation.

BUATOIS : *Dans la mesure où vous travaillez à thermopériode constante et à photopériodes variables, pensez-vous que les résultats puissent être interprétés uniquement dans le rôle des modifications de photopériode ?*

Les effets thermiques sont de peu d'intérêt et, pour comparer des souches entre elles, j'adopte une thermopériode moyenne commune — ce qui peut se discuter. Mais cette température et d'autres facteurs étant fixes, je dois bien constater une corrélation entre la seule variable : la photopériode et un certain type de développement (c'est-à-dire un développement ou non, en fait). Certaines expériences qui prétendent davantage à l'interprétation écologique font varier la périodicité des deux facteurs en question ; je n'y fais qu'une allusion, car il en découle que la photopériode est vraiment le signal, en tout cas pour les souches sur lesquelles j'insiste.

INFLUENCES GÉNÉTIQUES SUR LA RÉTENTION DES ŒUFS CHEZ LES FEMELLES VIERGES DE *DROSOPHILA MELANOGASTER* ET LE NOMBRE D'ŒUFS FORMÉS À PARTIR DES RÉSERVES LARVAIRES

Josselyne BOULÉTREAU-MERLE

*Laboratoire d'Entomologie expérimentale et de Génétique,
Équipe associée au C. N. R. S.,
16, quai Claude-Bernard, 69 - Lyon (7^e)*

RÉSUMÉ

L'activité de reproduction des *Drosophiles* femelles dépend de leur génotype. Dans ce travail, des différences importantes ont été mises en évidence au niveau de l'intensité de la rétention des œufs par les femelles vierges et de l'activité de vitellogenèse sur milieu sucré.

Des différences génétiques ont été démontrées soit en comparant, à un moment donné, des femelles de génotypes différents, soit en observant les variations, pour une souche donnée, au cours des années successives. Dans tous les cas, une faible intensité de rétention s'est toujours accompagnée d'une forte activité de vitellogenèse et réciproquement.

L'origine des variations génétiques n'est pas connue. Cependant l'hypothèse d'une sélection naturelle provoquée par une modification des conditions d'élevage peut être considérée.

Plusieurs travaux (DAVID et MERLE, 1966) (MERLE et DAVID, 1967 *a* et *b*) (MERLE, 1968, 1969) ont montré que les femelles vierges de *Drosophile* se caractérisent par une ovogenèse beaucoup moins active que les femelles fécondées et par une ponte moins abondante. Ces résultats semblent qualitativement valables pour toutes les souches, mais des différences quantitatives peuvent être observées qui traduisent l'influence de facteurs génétiques. Deux types d'expériences permettent de mettre en évidence de telles actions génétiques. D'une part, l'étude comparée, à un moment donné, de femelles de constitutions génétiques différentes. D'autre part, l'observation éventuelle, pour un génotype donné, de variations survenant au cours des générations successives. Des résultats, correspondant à ces deux types d'analyse, seront présentés ici.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les individus étudiés sont tous des hétérozygotes F_1 issus de croisements entre souches de laboratoire. Il s'agit d'une part de F_1 issus du croisement entre une souche *vestigial* et une souche sauvage *Champetières* (F_1 *vg-Ch*), d'autre part des F_1 issus de deux souches sauvages *Aloxe-Corton* et *Montpellier* (F_1 *Alox-Montp*).

Les F_1 *vg-Ch* ont été étudiés assez régulièrement au cours d'expériences réparties sur 5 années successives. Les F_1 *Alox-Montp* ont été étudiés de façon plus épisodique.

Toutes les expériences ont été réalisées à 25°C, dans des étuves obscures. Les mouches ont été étudiées par groupes de cinq femelles ou cinq couples. Deux milieux nutritifs ont été utilisés pour les adultes : un milieu axénique complet à base de levure de bière et de farine de maïs (DAVID, 1959) et un milieu sans protéine fait de gélose sucrée à 10 p. 100. La nourriture a été renouvelée chaque jour et le nombre des œufs déposés déterminé à cette occasion. Pour les femelles maintenues sur milieu glucidique, le total des œufs formés, à partir des réserves larvaires, a été évalué par dissection des femelles en fin d'expérience.

RÉSULTATS

Dans une première partie on considérera les différences observées entre les deux catégories de F_1 à un moment donné. Une seconde partie sera consacrée aux variations subies par les divers caractères au cours des cinq années chez les F_1 *vg-Ch*.

A. — Comparaison des F_1 *vg-Ch* et des F_1 *Alox-Montp*.

1. Fécondité journalière.

Elle varie selon le type de milieu sur lequel sont maintenus les adultes.

a) Milieu complet.

Ce milieu permet aux femelles une vitellogenèse et une ponte abondante. Les femelles fécondées du croisement *vg-Ch* (fig. 1 A) atteignent en quelques jours un maximum de ponte. Celle-ci se stabilise ensuite jusqu'au 20^e jour environ entre 60 et 70 œufs. Au-delà, la moyenne journalière diminue progressivement et s'annule vers 40 à 45 jours.

Pour le même génotype, les femelles vierges démarrent plus lentement une ponte beaucoup plus réduite (30 à 35 œufs) mais qui se poursuit plus longtemps (60 jours environ, MERLE, 1970).

Dans le cas des F_1 *Alox-Montp* (fig. 1 B), la fécondité des femelles fécondées est très semblable à celle des F_1 précédentes : le nombre d'œufs déposés n'est pas différent. La plus grande régularité de la courbe est due au plus grand nombre de femelles étudiées. Par contre on observe, chez les femelles vierges, une ponte très retardée et qui reste très faible ne dépassant que rarement 10 œufs par femelle et par jour. Comme le montre l'analyse statistique réalisée dans le tableau 1, les différences entre génotypes ne s'observent que chez les femelles vierges.

On peut exprimer graphiquement ces différences de rythme de ponte en représentant pour chacun des génotypes, la relation entre la ponte cumulée des deux

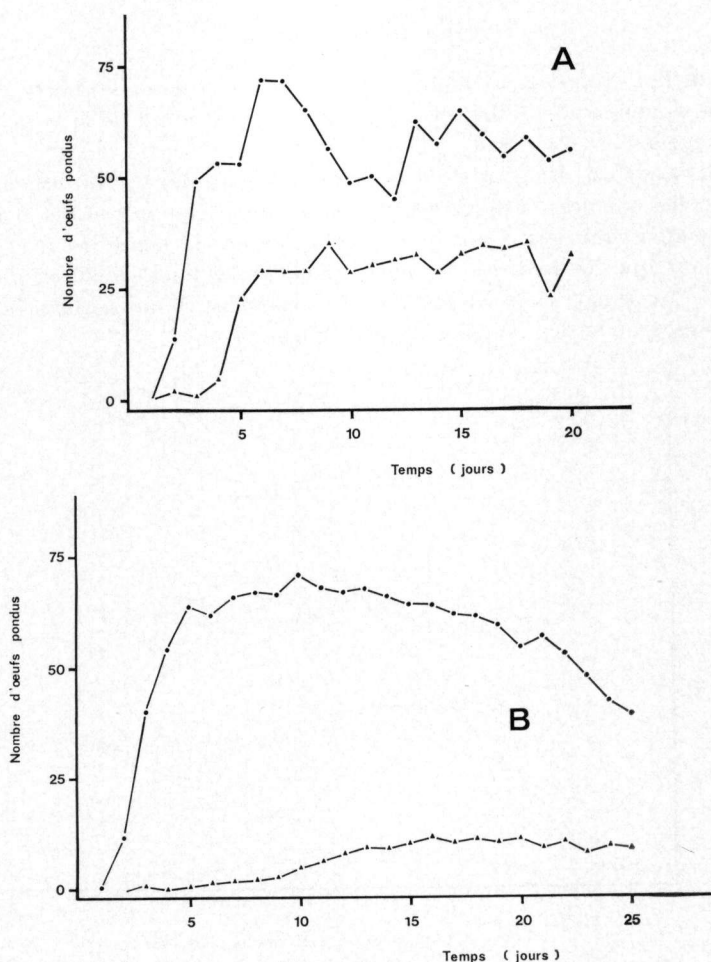


FIG. 1. — Ponte journalière sur milieu nutritif complet

A : F_1 vg-Ch

B : F_1 Alox-Montp.

(● : femelles fécondées ; ▲ : femelles vierges)

TABEAU I

Fécondité moyenne des femelles vierges et des femelles fécondées au cours des 20 premiers jours de vie : comparaison des F_1 vg-Ch et des F_1 Alox-Montp.

(N : nombre de groupes de 5 femelles)

		1 à 10 jours	11 à 20 jours	1 à 20 jours	N
F_1 vg-Ch	♀ fécondées	486,22 ± 20,47	566,45 ± 12,99	1 052,68 ± 31,86	16
	♀ vierges	184,55 ± 20,91	327,64 ± 15,72	512,19 ± 32,87	14
F_1 Alox-Montp.	♀ fécondées	504,78 ± 30,76	625,22 ± 29,71	1 130,00 ± 54,76	19
	♀ vierges	15,83 ± 4,08	98,22 ± 18,91	114,06 ± 33,13	21

sortes de femelles, vierges et fécondées (fig. 2). Chaque point de la courbe correspond, pour un âge donné, au total des œufs pondus depuis le début de la vie par les deux types de femelles.

Dans les deux cas, les courbes, après certaines irrégularités initiales dues au fait que les femelles vierges n'atteignent que tardivement un régime de ponte stable, sont sensiblement linéaires. Dans le cas des F_1 *vg-Ch*, la pente de la droite est de 0,54 indiquant que les femelles fécondées pondent le double des femelles vierges. Chez les F_1 *Alox-Montp.*, la pente est de 0,12 seulement ce qui souligne la sensibilité beaucoup plus grande des femelles à l'accouplement.

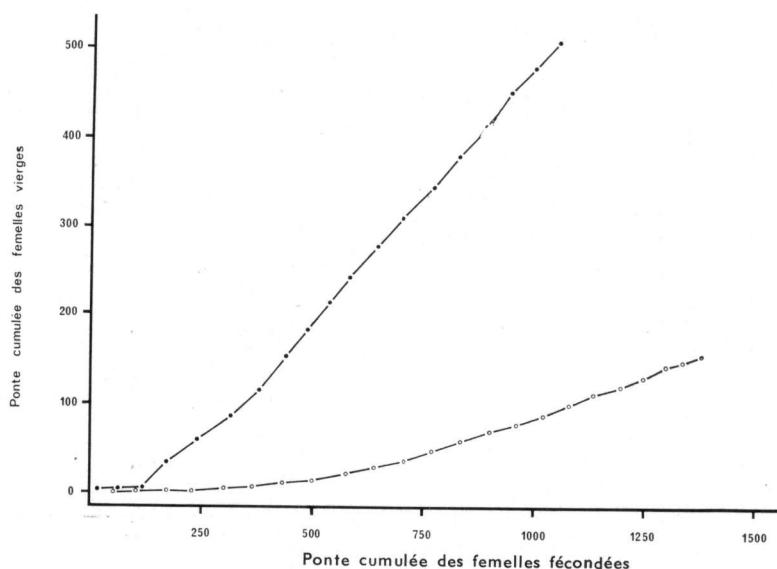


FIG. 2. — Variation corrélative de la fécondité des femelles vierges et de la fécondité des femelles fécondées sur milieu complet

(● : F_1 *vg-Ch* ; ○ : F_1 *Alox-Montp.*)

(Les points correspondent aux fécondités cumulées des jours successifs)

b) Milieu gélosé sucré.

On sait (MERLE et DAVID, 1967 ; MERLE, 1970) que les femelles qui n'ont que leurs réserves larvaires pour constituer leurs œufs n'en forment qu'un nombre très limité. Ces œufs sont déposés presque immédiatement si les femelles sont fécondées. Ils sont au contraire retenus pendant très longtemps par les femelles vierges.

La différence de sensibilité à la copulation observée sur milieu complet entre les deux F_1 est conservée sur milieu gélosé sucré.

Chez les F_1 *vg-Ch*, l'accouplement provoque une ponte rapide (fig. 3 A) qui atteint un maximum le 4^e jour puis décroît rapidement et s'annule vers 15 à 20 jours, lorsque tous les œufs sont pondus. La presque totalité des œufs est déposée entre le 2^e et le 6^e jour. Les femelles vierges, au contraire, présentent une ponte faible et irrégulière qui ne débute que 7 à 8 jours après l'émergence. Quelle que soit la durée de l'expérience, il est rare que les femelles vierges, sur ce milieu, déposent

la totalité des œufs qu'elles ont formés. Il reste en général un assez grand nombre d'œufs mûrs en rétention dans les ovarioles.

Les F_1 *Alox-Montp.* présentent elles aussi un maximum de ponte net mais plus tardif que les précédentes et surtout beaucoup plus faible : $2,44 \pm 0,44$ œufs au lieu de $6,94 \pm 0,71$. Ensuite la ponte décroît et s'annule de la même façon. Mais la différence essentielle porte sur les femelles vierges qui présentent une ponte très réduite et surtout un délai important avant le dépôt des premiers œufs.

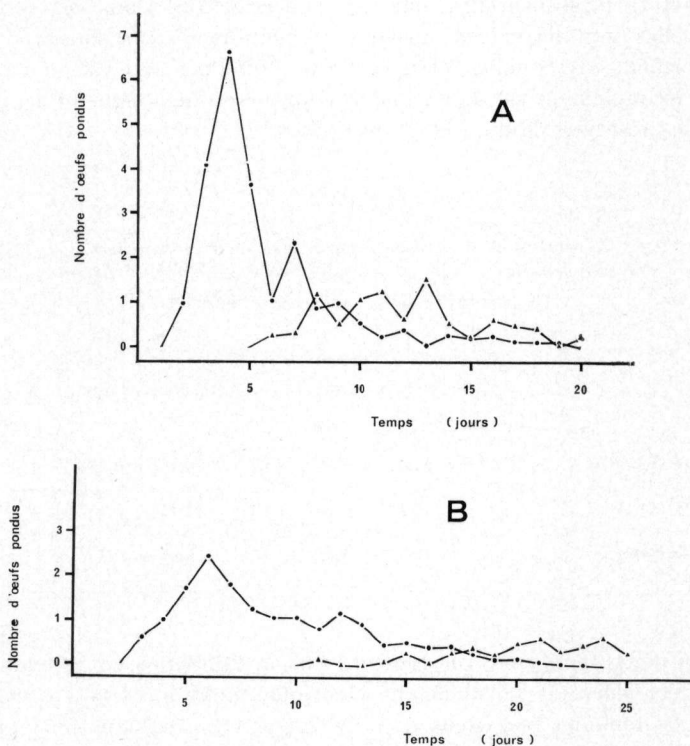


FIG. 3. — Ponte journalière sur milieu gélosé sucré

A : F_1 *vg-Ch* ; B : F_1 *Alox-Montp.*

(● : femelles fécondées ; ▲ : femelles vierges)

TABLEAU 2

Durée (en jours) de rétention totale des œufs en début de vie chez les femelles vierges : influence de la nourriture et du génotype des femelles

(N : nombre de groupes de 5 femelles)

	F_1 <i>vg-Ch</i>	N	F_1 <i>Alox-Montp.</i>	N
Milieu complet	$2,85 \pm 0,37$	14	$5,71 \pm 0,61$	21
Milieu gélosé sucré	$8,93 \pm 0,41$	15	$18,71 \pm 0,93$	21

2. *Durée de rétention initiale des femelles vierges.*

Quel que soit le milieu, la ponte des femelles vierges débute toujours avec un certain retard, traduisant une rétention totale des œufs formés. Cette durée est toujours beaucoup plus grande pour le milieu gélosé sucré. Par ailleurs, comme le montre le tableau 2, elle constitue un bon critère pour distinguer les génotypes.

3. *Nombre d'œufs formés à partir des réserves larvaires.*

Ce caractère n'est utilisable que sur milieu gélosé. Dans ces conditions, les femelles, si elles sont fécondées, forment un nombre d'œufs toujours supérieur à celui que forment les femelles vierges. Cette différence qui est une conséquence directe de l'accouplement est due à une vitellogenèse plus longue et à une meilleure utilisation des réserves (MERLE et DAVID, 1967).

TABLEAU 3

*Nombre d'œufs formés à partir des réserves larvaires
chez les femelles vierges et fécondées de 2 génotypes différents
(N : nombre de groupes de 5 femelles)*

	F ₁ <i>vg-Ch</i>	N	F ₁ <i>Alox-Montp.</i>	N
♀ fécondées	24,22 ± 0,65	14	20,19 ± 0,37	5
♀ vierges	18,52 ± 0,47	13	14,15 ± 0,25	4
Différence	5,70 ± 0,81		6,04 ± 0,48	

Pour les deux génotypes, on constate que la différence entre femelles vierges et femelles fécondées est sensiblement identique. Pour le caractère considéré, les deux sortes de femelles réagissent donc de façon très analogue à la présence des mâles. En revanche, une différence entre les génotypes s'observe pour un même type de femelle, car le nombre d'œufs formés est nettement supérieur chez les F₁ *vg-Ch*. Mais, comme on le verra plus loin, cette valeur élevée n'est pas restée stable et a, au contraire, diminué au cours du temps.

B. — *Variations au cours du temps pour un génotype donné*

La plupart des résultats obtenus de 1966 à 1970 sont relatifs aux F₁ *vg-Ch* et plus particulièrement à des femelles en alimentation glucidique. Ils seront, seuls, considérés ici.

1. *Variations de l'intensité de la rétention chez les femelles vierges.*

Cette notion d'intensité de rétention intègre à la fois le caractère bien défini qu'est la durée de rétention totale de la femelle vierge en début de vie et l'importance ultérieure de la ponte.

a) *Variations de la durée de la rétention sur milieu glucidique.*

La durée moyenne de rétention totale est représentée (fig. 4). Après être restée relativement stable jusqu'en 1968, à une valeur variant autour de 9 jours, elle a présenté au cours des 2 années 1969 et 1970, une augmentation considérable, atteignant finalement 16 jours.

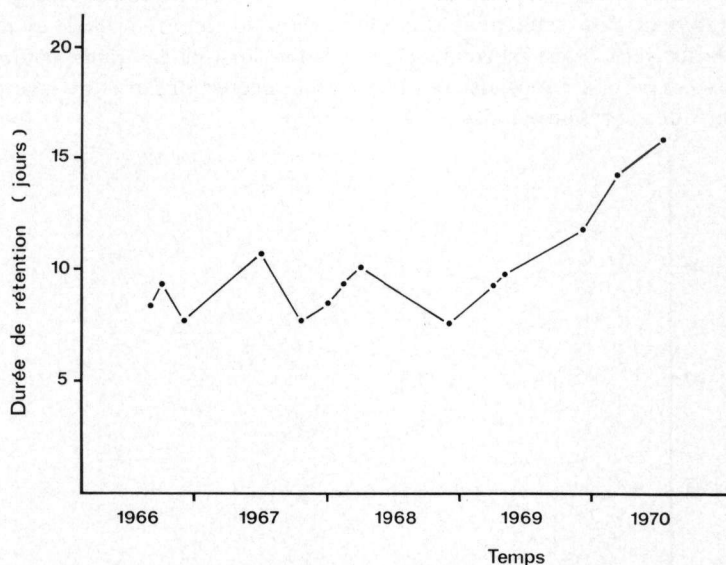


FIG. 4. — Variations au cours des années successives, de la durée de rétention totale des œufs chez les femelles vierges (F_1 vg-Ch) sur milieu gélosé sucré

b) *Variations du nombre d'œufs pondus par les femelles vierges.*

On peut étudier les variations du nombre total d'œufs pondus en un temps donné, par exemple les 10 ou 15 premiers jours de vie. Comme le montre le tableau 4,

TABLEAU 4

Nombre total d'œufs pondus par les femelles vierges F_1 vg-Ch âgées de 10 et 15 jours, au cours des années successives

(P : pourcentage des œufs pondus par rapport au nombre total d'œufs formés)

Age des femelles		1966	1967	1968	1969	1970
10 jours	Nombre d'œufs pondus	4,21 $\pm$ 0,92	2,38 $\pm$ 0,45	1,08 $\pm$ 0,52	0,47 $\pm$ 0,13	0,12 $\pm$ 0,12
	P	21,02	13,03	5,83	3,02	0,89
15 jours	Nombre d'œufs pondus	11,33 $\pm$ 1,60	8,46 $\pm$ 0,68	5,94 $\pm$ 1,14	4,17 $\pm$ 0,89	1,93 $\pm$ 1,04
	P	56,59	46,33	32,07	26,81	14,45

ce nombre a diminué très nettement au cours des années successives. Par ailleurs, comme nous le verrons (fig. 5) le total des œufs formés a diminué au cours du temps. Mais ce phénomène n'intervient que très faiblement dans la réduction de la ponte. Si l'on rapporte la quantité d'œufs pondus à un âge donné au nombre total d'œufs formés, on constate que le pourcentage décroît régulièrement.

Un examen attentif des résultats permet de constater que la réduction globale de ponte provient non seulement du retard dans le début de celle-ci mais aussi d'une fécondité journalière nettement plus faible lorsque les œufs commencent à être déposés. Ces deux processus semblent donc correspondre à un accroissement de l'intensité de la rétention des ovocytes mûrs.

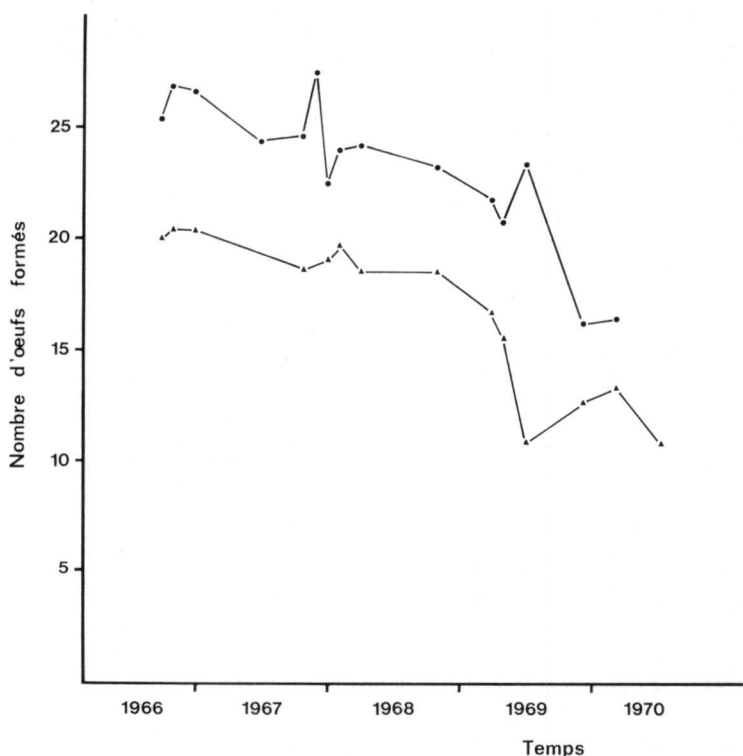


FIG. 5. — Variations au cours des années successives du nombre d'œufs formés, à partir des réserves larvaires, par les femelles F_1 vg-Ch (▲ : vierges ; ● : fécondées)

2. Variations du nombre d'œufs formés.

Les résultats sont représentés figure. 5.

Quelle que soit la date de l'expérience, toujours le nombre d'œufs formés par les femelles vierges est inférieur à celui formé par les femelles fécondées. Il est possible que la différence entre les deux valeurs se soit un peu réduite au cours du temps, mais le phénomène n'est pas net et variable d'une expérience à l'autre.

Ce qui est beaucoup plus net par contre, est la diminution, sensible surtout depuis la fin de 1967, du nombre d'œufs formés par les femelles, aussi bien vierges que fécondées.

DISCUSSION ET CONCLUSION

1. — *Nature génétique des différences observées*

Les résultats qui sont présentés ici ne correspondent pas à une analyse génétique à proprement parler et l'on peut se demander si l'intervention de facteurs génétiques est la seule explication possible des différences observées.

En ce qui concerne la comparaison des F_1 *vg-Ch* et *Alox-Montp.*, les études ayant été faites au même moment, les conditions expérimentales étaient rigoureusement les mêmes, le génotype des femelles observées constitue le seul facteur de variation possible.

Pour les variations observées au cours du temps, on pourrait mettre en cause des modifications progressives dans les conditions d'étude (changements dans la qualité de la nourriture, techniques de manipulation etc.) En fait, de telles variations peuvent réellement survenir et il est difficile de les exclure *a priori*. Cependant, dans le cas présent, elles ne paraissent pas pouvoir expliquer les changements observés chez les F_1 *vg-Ch*. En effet, quelques études, dont il n'a pas été fait mention, ont été réalisées chez les F_1 *Alox-Montp.* au cours des années successives. Chez les femelles de ce génotype, des variations ont effectivement été observées, mais elles semblent s'être produites en sens inverse : réduction de la rétention et augmentation du nombre des œufs formés à partir des réserves larvaires. De tels résultats opposés ne peuvent s'expliquer que par des modifications internes, génotypiques.

2. — *Origine des variations au cours du temps*

Deux mécanismes peuvent être envisagés pour expliquer les modifications progressives du génotype soit une dérive génétique accidentelle, soit une sélection naturelle. Il n'est pas possible de trancher entre ces deux possibilités mais on peut cependant remarquer que les conditions d'élevage des souches parentales *vestigial* et *Champtières* ont été modifiées au cours du temps. Elles ont été élevées en consanguinité jusqu'en 1965, moment où leur affaiblissement progressif a nécessité le retour à une méthode d'élevage en masse. Les souches ont alors retrouvé leur vitalité mais des différences sont apparues, notamment sur la longueur des œufs (DAVID, 1968). Afin d'obtenir des F_1 génétiquement homogènes, les souches parentales ont alors été replacées dans des conditions de consanguinité à partir de 1967. Il en est résulté un accroissement du nombre des ovarioles, lié très probablement à un phénomène de sélection naturelle provoqué par la diminution de compétition entre les individus (DAVID, 1970). Dans le cas présent, il est intéressant de noter que c'est à partir du moment où l'élevage consanguin a été repris que les variations observées ont été les plus importantes. L'hypothèse d'une intervention de la sélection naturelle sur la rétention des œufs par les femelles vierges et sur le nombre des œufs formés à partir des réserves larvaires ne doit pas être exclue. De nouvelles études en ce sens seraient souhaitables.

3. — Mécanismes physiologiques des différences observées

Les résultats les plus détaillés ont été observés sur milieu gélosé sucré. Deux caractères varient notablement selon le génotype : l'intensité de la rétention et le nombre des œufs formés à partir des réserves larvaires. Le premier correspond à une non ovulation, c'est-à-dire à une absence de contraction de la paroi des ovarioles (MERLE et DAVID, 1967). Le second renseigne sur l'intensité de la vitellogenèse et la capacité à utiliser les réserves.

Si l'on examine les différences observées, on constate que, de façon constante, une forte intensité de rétention s'est toujours accompagnée d'un faible nombre d'œufs formés. On pourrait, dans ces conditions, supposer que les deux caractères procèdent d'un même mécanisme physiologique. En fait, il n'en est probablement rien puisque d'autres expériences relatives à l'influence de la densité de population ont montré qu'il s'agissait de deux processus distincts (MERLE, 1970). Le fait que les variations génétiques associent toujours des modifications corrélatives des deux processus est un argument pour penser qu'il ne s'est pas agi d'une simple dérive accidentelle mais plutôt d'une action directrice des conditions de milieu, c'est-à-dire d'une sélection naturelle.

On peut enfin se demander dans quelle mesure les résultats obtenus sur milieu gélosé sucré sont transposables sur milieu complet. Actuellement, le fonctionnement ovarien des femelles vierges normalement nourries est encore insuffisamment étudié. Dans ce travail, nous avons constaté que les différences observées entre les deux types de F_1 , sur milieu gélosé sucré se retrouvaient sur milieu complet. La très faible fécondité des femelles vierges F_1 *Alox-Montp.* normalement nourries pourrait alors être attribuée à l'action conjointe des deux mécanismes mis en évidence sur milieu sucré : une forte intensité de rétention des œufs et une faible activité vitello-génétique.

SUMMARY

GENETICAL INFLUENCES ON EGGS RETENTION

IN THE VIRGIN FEMALES OF *DROSOPHILA MELANOGASTER*

AND ON THE NUMBER OF EGGS MADE UP FROM LARVAL RESERVES

Reproductive activity of *Drosophila* females varies according to their genotype. In this work, important differences were noticed concerning the intensity of egg retention by virgin females and the vitellogenetic activity on sugar medium.

The differences were demonstrated either by comparing, at the same time, females of various genotypes or by observing, for a given genotype, variations occurring in several years. In all cases, a low retention intensity was accompanied by a high vitellogenetic activity and reciprocally.

The origin of genetic variations is unknown. However, the hypothesis of a natural selection produced by modifications in the rearing conditions of the strains may be considered.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- DAVID J., 1959. Étude quantitative du développement de la *Drosophile* élevée en milieu axénique. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **93**, 472-505.
- DAVID J., 1968. Valeur nutritive comparée de trois milieux non synthétiques pour les *Drosophiles* adultes. *Ann. Nutrit. Aliment.*, **22**, 287-295.

- DAVID J., 1970. Le nombre d'ovarioles chez *Drosophila melanogaster* : relation avec la fécondité et valeur adaptative. *Arch. Zool. exper.*, sous presse.
- DAVID J., MERLE J., 1966. Influence de la fécondation de la femelle de *Drosophila* sur sa physiologie. *Ann. Nutrit. Aliment.*, **20**, 332-338.
- MERLE J., DAVID J., 1967 a. Fonctionnement ovarien et ponte chez les femelles vierges et les femelles fécondées de *Drosophila melanogaster* soumises à une alimentation exclusivement glucidique. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **264**, 2028-2030.
- MERLE J., DAVID J., 1967 b. Ovulation et ponte provoquée par la copulation chez la *Drosophila* ; baisse du pourcentage d'éclosion des œufs en fonction de la durée de la rétention. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **265**, 2070-2074.
- MERLE J., 1968. Fonctionnement ovarien et réceptivité sexuelle de *Drosophila melanogaster* après implantation de fragments de l'appareil génital mâle. *J. Insect Physiol.*, **14**, 1159-1168.
- MERLE J., 1970 a. Rôle des sécrétions génitales mâles dans la physiologie de la *Drosophila* femelle. Coll. Intern. C. N. R. S. « L'influence des stimuli externes sur la gamétogenèse des insectes », 311-330.
- MERLE J., 1970 b. Influence du groupement sur la vitellogenèse et la ponte de *Drosophila melanogaster* : différence de réaction entre les femelles vierges et les femelles inséminées. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **271**, 1015-1018.

DISCUSSION

LINDTS : Puis-je vous demander pourquoi vous avez arrêté vos mesures aux environs du 25^e jour après l'émergence ? En effet dans certains cas la différence entre le nombre d'œufs pondus par des femelles vierges et fécondées n'apparaît pas comme étant extrêmement élevé ; de plus la phase de plateau semble plus longue pour les femelles vierges ; il n'est dès lors pas impossible que le nombre total d'œufs pondus soit finalement plus ou moins égal. Dans le même ordre d'idées, avez-vous des indications concernant la longévité des femelles vierges ou non ?

Les études faites sur milieu complet ne sont pour moi que des points de comparaison avec celles poursuivies sur milieu gélosé sucré où les femelles fécondées ont achevé depuis longtemps leur ponte au 25^e jour. De ce fait, il est inutile de poursuivre plus longtemps les mesures relatives aux témoins bien nourris. Cependant, chez les *F₁ vg-Ch*, des expériences ont été poursuivies jusqu'à l'arrêt de la ponte : 45 jours environ pour les femelles fécondées, 60 jours pour les femelles vierges et il est certain que les quantités totales d'œufs déposés par les unes et par les autres ne sont pas très différentes. Il ne semble pas qu'il en soit de même pour les *F₁ Alox-Montp.* où l'allongement de la durée de ponte des femelles vierges ne compense pas leur faible vitellogenèse.

Je n'ai pas étudié la longévité, mais des travaux faits au laboratoire ont montré que les femelles vierges, sur milieu complet, vivaient, en moyenne, une quinzaine de jours de plus que les femelles fécondées.

La diminution de fécondité de vos souches entre 1966 et 1970 ne pourrait-elle être due à vos méthodes de repiquage ; plus précisément ne reproduiriez-vous pas généralement vos souches à un âge jeune ?

Les souches sont effectivement reproduites à partir d'individus jeunes et si cette hypothèse pouvait expliquer la diminution de fécondité des *F₁ vg-Ch*, elle n'est plus valable pour les *F₁ Alox-Montp.* dont la fécondité semble avoir augmenté mais qui pourtant sont repiquées dans les mêmes conditions.

DARJO : *Est-on sûr qu'il y a bien uniquement rétention des œufs chez les femelles vierges, et qu'il n'y a pas possibilité de résorption ?*

Chez la *Drosophile*, les phénomènes de résorption ne s'observent qu'au niveau des ovocytes en croissance et non plus au niveau de l'œuf chorioné, si bien que chez les femelles vierges en alimentation glucidique, le retard et le faible taux de ponte ne sont dus qu'à la rétention des œufs mûrs. Par contre, il est possible que des résorptions soient, dans une faible mesure, responsables de la ponte plus faible des femelles vierges sur milieu complet.

INFLUENCES GÉNÉTIQUES SUR LES MÉCANISMES CONTRÔLANT LA FÉCONDITÉ DES SOUCHES SAUVAGES DE *DROSOPHILA MELANOGASTER* MEIG.

J. DAVID

*Laboratoire d'Entomologie expérimentale et de Génétique,
Équipe associée au C. N. R. S.,
16, quai Claude-Bernard, 69 - Lyon (7^e)*

RÉSUMÉ

D'une façon théorique, on peut prévoir que le nombre d'œufs pondus dépend, au niveau du tractus génital des femelles, des cinq paramètres suivants : le nombre d'ovarioles, le taux de production des follicules par ovariole, la fréquence des résorptions folliculaires, l'ovulation ou descente des ovocytes mûrs dans les oviductes, l'oviposition.

L'étude comparée de drosophiles de génotypes variés (souches de laboratoire et hétérozygotes F_1) permet de montrer que des facteurs génétiques peuvent influencer sur les cinq paramètres indiqués ci-dessus.

La fécondité, c'est-à-dire le nombre d'œufs pondus, constitue sans doute le plus important des caractères qui interviennent dans la définition du potentiel reproducteur d'une espèce. Bien entendu, le fonctionnement ovarien dépend à la fois de l'influence de facteurs du milieu et de l'action de facteurs internes, de nature héréditaire. La *Drosophile* constitue un matériel particulièrement adapté à l'étude des influences génétiques. Actuellement nos connaissances peuvent être réparties schématiquement en deux catégories. D'une part il existe des facteurs génétiques bien définis, correspondant habituellement à des gènes majeurs ou oligogènes, que l'on peut localiser de façon précise et qui provoquent habituellement une stérilité plus ou moins complète (LINDSLEY et GRELL, 1967). D'autre part on note des différences quantitatives entre souches qui sont phénotypiquement normales ou sauvages. Une étude précise de ces différences montre qu'elles se maintiennent habituellement au cours des générations successives, c'est-à-dire qu'elles présentent un déterminisme génétique. Mais leur analyse relève généralement des méthodes complexes de la génétique quantitative (FALCONER, 1960). Dans ce domaine, nos connaissances sont encore très sommaires. En effet, toute analyse génétique exige

au préalable une bonne étude des mécanismes physiologiques qui déterminent le nombre d'œufs pondus. Depuis de nombreuses années, des recherches consacrées à l'étude du fonctionnement ovarien ont permis progressivement de distinguer un certain nombre de mécanismes assurant la régulation de la fécondité (DAVID, 1961 *b*, 1968, 1970 ; DAVID et CLAVEL, 1967 ; DAVID et MERLE, 1968 ; MERLE et DAVID, 1967 *a* et *b*). En comparant des souches différentes il est apparu que ces divers mécanismes pouvaient être affectés par des variations génétiques. Ces résultats seront présentés ici.

RÉSULTATS

Les divers mécanismes qui règlent la fécondité (fig. 1)

Si l'on considère l'anatomie de l'appareil génital femelle et le déroulement de l'ovogenèse et les processus de fécondation et de ponte (DEMEREZ, 1950 ; KING, ROBINSON et SMITH, 1956 ; KING, 1957 ; DAVID et MERLE, 1968), on peut prévoir, presque de façon théorique, que le nombre d'œufs produit pourra être influencé par les paramètres suivants.

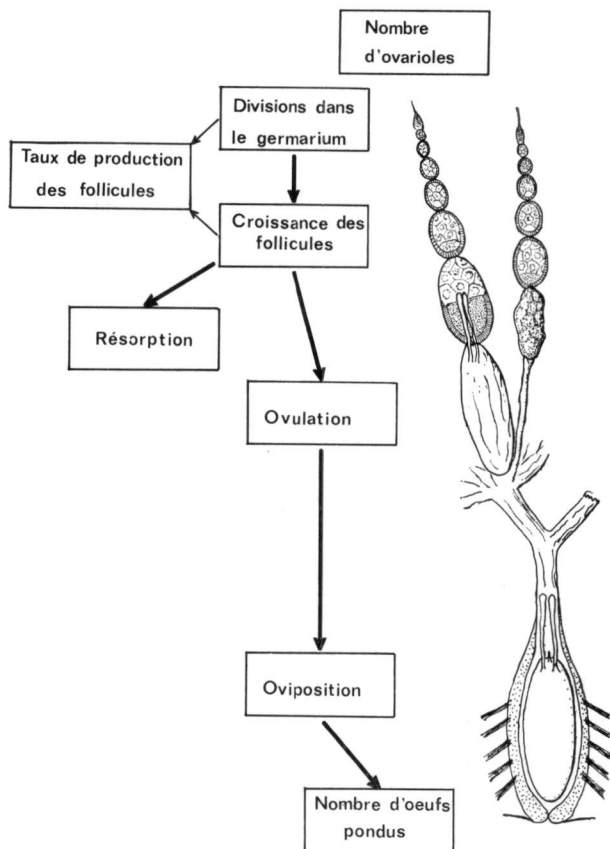


FIG. 1. — Représentation schématique des mécanismes qui, au niveau du tractus génital femelle, aboutissent à déterminer le nombre d'œufs pondus

1° Le nombre des ovarioles, ou tubes ovariens, des ovaires.

2° Le taux de production des follicules par ovariole. Il peut être défini par le nombre de follicules produits chaque jour par un ovariole. Ce taux dépend lui-même de deux processus :

- la vitesse des divisions cellulaires dans le germarium ;
- la vitesse de croissance des follicules.

Habituellement, ces deux processus s'équilibrent, le nombre des follicules qui arrivent à maturité se trouvant exactement compensé par le nombre des jeunes follicules formés au niveau du germarium.

3° La fréquence des résorptions des follicules.

4° L'ovulation, c'est-à-dire la descente des ovocytes mûrs dans les oviductes et l'utérus.

5° L'oviposition, ou ponte de l'œuf.

Les deux derniers processus peuvent se dérouler rapidement et régulièrement ou, au contraire, s'arrêter plus ou moins longtemps, donnant alors lieu à des rétentions.

Influence génétique sur la fréquence des résorptions

Chez la *Drosophile*, on n'observe d'atrésies que sur des follicules en cours de croissance et surtout en début de vitellogenèse. Les figures de résorption se reconnaissent facilement, à la dissection, à cause de leur forte colorabilité par le rouge neutre.

Chez des femelles normalement nourries, la fréquence des résorptions augmente avec l'âge. Mais elle dépend aussi du génotype. Il semble que, généralement, les souches conservées en laboratoire depuis longtemps et qui possèdent toujours une certaine consanguinité, présentent plus de résorptions que les hétérozygotes F_1 , issus des croisements entre ces souches. Bien entendu, cette conclusion devrait être étayée par l'étude de nombreuses souches et leurs produits de croisement. A titre provisoire, on peut cependant donner les résultats actuellement disponibles, pour des femelles âgées de 10 jours.

	Nombre de femelles	% de femelles avec résorption	% ovarioles avec résorption
7 souches de laboratoire	68	85,3	27,2
4 génotypes F_1	110	22,7	0,7

On constate que, chez les femelles F_1 âgées de 10 jours, la fréquence des résorptions est très faible. Pour des femelles plus jeunes (4 jours) la proportion est pratiquement nulle (DAVID et MERLE, 1968).

La faible fréquence des résorptions s'accompagne habituellement, chez les F_1 , d'un phénomène d'hétérosis sur la fécondité (DAVID et CROISSANT, 1956) qui est supérieure à celle des souches parentales. Cette plus forte capacité reproductrice des femelles F_1 peut être mise en parallèle avec la plus grande vigueur sexuelle observée chez les mâles hétérozygotes (BOESIGER, 1962, 1967, 1969).

Relation entre le nombre d'ovarioles et la fécondité

De nombreux travaux ont analysé la transmission génétique du nombre d'ovarioles (TEISSIER, 1956, 1958 ; ROBERTSON, 1957 ; GUILLAUMIN et PETIT, 1961 ; MELOU, 1961 ; DAVID, 1961 a, 1970 ; PETIT, 1963, 1969 ; THOMAS-ORILLARD, 1967). Le plus souvent, le déterminisme relève de systèmes polygéniques à effets essentiellement additifs, très sensibles à la sélection naturelle ou artificielle.

Les relations entre fécondité et nombre d'ovarioles sont, elles, beaucoup moins évidentes et ce n'est que récemment que des résultats positifs ont été obtenus sur des hétérozygotes F_1 (DAVID, 1970). Les principales conclusions seront seulement résumées ici.

Pour des groupes de femelles étudiées dans les mêmes conditions, en particulier du point de vue de l'alimentation, on note toujours une corrélation positive entre le nombre d'ovarioles et la fécondité journalière maximale, observée chez les femelles jeunes, alors que les résorptions sont pratiquement inexistantes. Par ailleurs, chez les hétérozygotes *vestigial* $\times$ *Champetières*, une augmentation spontanée du nombre d'ovarioles a été observée, probablement en raison d'un phénomène de sélection naturelle au niveau des souches parentales. Cette augmentation a permis à la fécondité journalière mesurée avec le meilleur milieu nutritif (milieu avec levure vivante) de passer de 117 pour 46,5 ovarioles à 127 pour 50,3 ovarioles. Il convient enfin de signaler que l'étude des coefficients de régression conduit à l'hypothèse d'une non linéarité de la relation entre nombre d'ovarioles et fécondité. La ponte moyenne tend à diminuer lorsque le nombre d'ovarioles augmente de sorte que, pour un génotype donné, dans des conditions définies, la fécondité potentielle tend vers un maximum qui est indépendant du nombre d'ovarioles.

Variation génétique du taux de production des follicules

Lorsque la fréquence des résorptions est très faible, on peut, en divisant la fécondité journalière par le nombre d'ovarioles, calculer un taux de production des follicules par ovariole et par jour. Chez les F_1 *vestigial* $\times$ *Champetières*, qui possèdent en moyenne plus de 45 ovarioles, ce taux varie de 2 à plus de 2,5 selon la nourriture utilisée (DAVID, 1968, 1970). Chez d'autres hétérozygotes (F_1 *Otanu* $\times$ *Tamashina*), bien que le nombre d'ovarioles soient beaucoup plus faible (31,2), le taux moyen observé est de 1,47 seulement, sans variation notable selon la nature du milieu. Ces F_1 *Otanu-Tamashina* possèdent une fécondité particulièrement faible en raison de l'action conjointe de 2 particularités génétiques : d'une part faible nombre d'ovarioles, d'autre part vitesse réduite de croissance des follicules.

Influences génétiques sur le phénomène d'ovulation

Chez les femelles fécondées, les ovocytes mûrs sont propulsés dans les oviductes par les contractions de la paroi des ovarioles. Jusqu'à présent, ce processus d'ovulation paraît assez régulier et il n'a pas été noté de différence entre souches.

En revanche, on observe une forte rétention des ovocytes dans les ovarioles des femelles vierges (DAVID, 1961 b, 1963 ; DAVID et MERLE, 1966 ; MERLE et DAVID,

1967 a, b). Cette rétention constitue probablement l'un des mécanismes qui expliquent la faible fécondité des femelles vierges.

L'intensité de cette rétention varie avec le génotype (BOULETREAU-MERLE, sous presse). Ainsi les hétérozygotes *Aloxe-Corton Montpellier* se caractérisent par une plus forte rétention, en particulier sur milieu gélosé sucré, que les F_1 *vestigial* $\times$ *Cham-petières*. Par ailleurs chez les femelles de ce dernier génotype, l'intensité de la rétention s'est nettement accrue au cours des années successives, en raison d'une modification génétique progressive des souches parentales.

Influences génétiques sur l'oviposition

Le dépôt de l'œuf est provoqué par la contraction des muscles de la partie postérieure du tractus génital, sous le contrôle du système nerveux central. On sait depuis longtemps que les femelles ne pondent pas si elles ne trouvent pas un substrat convenable, habituellement le milieu nutritif. L'œuf fécondé commence alors son développement dans l'utérus et l'on peut aboutir à une viviparité.

Chez les femelles F_1 *vestigial* $\times$ *Cham-petières*, en présence de milieu nutritif, il n'a jamais été observé de rétention prolongée. Sur 140 femelles disséquées et qui contenaient un œuf dans l'utérus, il n'a été observé que des embryons jeunes, d'un âge inférieur à 2 heures. Au contraire, sur 58 femelles F_1 *Otanu* $\times$ *Tamashina*, étudiées dans les mêmes conditions, 30 contenaient un embryon d'âge supérieur à 2 heures, certains d'entre eux ayant presque achevé leur développement.

Le comportement de ponte des deux types de femelles est donc différent. On peut remarquer que, au moins chez les F_1 *Otanu* $\times$ *Tamashina*, des rétentions intra-utérines prolongées doivent s'accompagner d'un rythme de ponte très irrégulier, probablement cyclique.

CONCLUSION

Des études précises montrent que le caractère global fécondité qui varie considérablement selon les souches, peut se décomposer en un certain nombre de processus plus élémentaires : nombre d'ovarioles, vitesse de production et de croissance des follicules, fréquence des résorptions, rétention des œufs dans les ovarioles ou dans l'utérus. Chacun de ces processus correspond probablement à son tour à des mécanismes fort complexes, sujets à diverses influences et régulations. La comparaison de drosophiles de différents génotypes montre que tous les processus envisagés peuvent être affectés par des facteurs génétiques. Ceux-ci correspondent très vraisemblablement à des systèmes polygéniques et devraient être étudiés par les méthodes de l'hérédité quantitative.

Du point de vue proprement génétique, nos connaissances sont encore bien fragmentaires. Seule l'hérédité du nombre d'ovarioles a fait l'objet d'études assez approfondies (THOMAS-ORILLARD, 1967). Par ailleurs, on peut aussi remarquer que le phénomène d'hétérosis, observé habituellement sur la fécondité des F_1 , s'explique probablement en premier lieu par une réduction de la fréquence des résorptions. Mais d'autres influences génétiques mettent probablement en jeu des mécanismes

différents : la vitesse de croissance des follicules nous renseigne sur l'activité du métabolisme de synthèse ; l'étude de l'oviposition nous montre une différence génétique dans le comportement. On peut enfin remarquer que, à tous les niveaux, d'éventuels phénomènes d'hérédité infectieuse sont toujours difficiles à exclure.

Bien que très sommaires encore, les résultats acquis nous permettent d'entrevoir l'extraordinaire complexité des mécanismes génétiques qui régulent le potentiel reproducteur d'un insecte.

SUMMARY

INFLUENCE OF THE GENETIC FACTORS ON THE MECHANISMS REGULATING THE FECUNDITY OF THE WILD STRAINS OF *DROSOPHILA MELANOGASTER* MEIG.

From theoretical considerations, it may be assumed that egg production will be affected, at the level of the female genital tract, by five parameters : ovariole number ; rate of egg chamber production by an ovariole ; frequency of egg chamber resorption ; ovulation ; oviposition.

The comparative study of *Drosophila* of various genotypes (laboratory strains and F_1 heterozygotes) leads to the conclusion that genetical factors may influence the five above mentioned parameters.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOESIGER E., 1962. Sur le degré d'hétérozygotie des populations naturelles de *Drosophila melanogaster* et son maintien par la sélection sexuelle. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **96**, 3-122.
- BOESIGER E., 1967. La signification évolutive du polygénotypisme des populations naturelles. *Ann. biol.*, **6**, 445-464.
- BOESIGER E., 1969. La structuration génétique des populations de Drosophilides. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **94**, 535-552.
- BOULETTEAU-MERLE J., Influences génétiques sur la rétention des œufs chez les femelles vierges de *Drosophila melanogaster* et le nombre d'œufs formés à partir des réserves larvaires (sous presse).
- DAVID J., 1961 a. Influence de l'état physiologique des parents sur les caractéristiques des descendants. Étude chez *Drosophila melanogaster* MEIG. *Ann. Gén.*, **3**, 41-118.
- DAVID J., 1961 b. Étude quantitative du fonctionnement ovarien chez *Drosophila melanogaster* MEIG. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **95**, 521-535.
- DAVID J., 1963. Influence de la fécondation de la femelle sur le nombre et la taille des œufs pondus. Étude chez *Drosophila melanogaster* MEIG. *J. Ins. Physiol.*, **9**, 13-24.
- DAVID J., 1968. Valeur nutritive comparée de trois milieux non synthétiques pour les drosophiles adultes. *Ann. Nutr. Alim.*, **22**, 287-295.
- DAVID J., 1970. Le nombre d'ovarioles chez *Drosophila melanogaster* : relation avec la fécondité et valeur adaptative. *Arch. Zool. exp. gén.* (sous presse).
- DAVID J., CLAVEL M. F., 1967. Variation of the rate of egg chamber production in the ovarioles of *Drosophila melanogaster*. *Drosoph. Inf. Serv.*, **42**, 101-102.
- DAVID J., CROISSANT J., 1956. Recherches sur la fécondité et la fertilité chez *Drosophila melanogaster* MEIG. *Ann. Univ. Lyon*, section C, fasc. **9**, 73-128.
- DAVID J., MERLE J., 1968. A reevaluation of the duration of egg chamber stages in oogenesis of *Drosophila*. *Drosoph. Inf. Serv.*, **43**, 122-123.
- DEMEREK M., 1950. *Biology of Drosophila*. J. Wiley and Sons, N. Y., 632 pp.
- FALCONER D. S., 1960. *Introduction to quantitative Genetics*. Oliver and Boyd, Edinb. and London.
- GUILLAUMIN M., PETIT C., 1961. L'influence du mode de croisement sur la structure génétique des populations expérimentales. *Ann. Gén.*, **3**, 9-15.
- KING R. C., 1957. Oogenesis in adult *Drosophila melanogaster*. Stage distribution as a function of age. *Growth*, **21**, 95-102.
- KING R. C., RUBINSON A. C., SMITH R. F., 1956. Oogenesis in adult *Drosophila melanogaster*. *Growth*, **20**, 121-157.

- LINDSLEY D. L., GRELL E. H., 1967. Genetic variations of *Drosophila melanogaster*. *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, **627**, 472 pp.
- MELOU J. P., 1961. Étude du nombre d'ovarioles chez diverses souches françaises et japonaises de *Drosophila melanogaster*. *Ann. Gén.*, **3**, 25-28.
- MERLE J., DAVID J., 1967 a. Fonctionnement ovarien et ponte chez les femelles vierges et les femelles fécondées de *Drosophila melanogaster* soumises à une alimentation exclusivement glucidique. *C. R. Acad. Sci.*, **264**, 2028-2030.
- MERLE J., DAVID J., 1967 b. Ovulation et ponte provoquée par la copulation chez la *Drosophila*. Baisse du pourcentage d'éclosion des œufs en fonction de la durée de leur rétention. *C. R. Acad. Sci.*, **265**, 2070-2073.
- MERLE J., 1970. Rôle des sécrétions génitales mâles dans la physiologie de la *Drosophila* femelle. In « Influence des stimuli externes sur la gamétogenèse des insectes ». *Colloque Intern. C. N. R. S. Tours*, 1969, 311-330.
- PETIT C., 1963. L'influence du mode de croisement sur la structure génétique des populations expérimentales de faible effectif. *Ann. Génét.*, **55**, 410-427.
- PETIT C., 1969. L'explosion démographique annuelle et la structure génétique des populations de *Drosophila melanogaster*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **94**, 641-648.
- ROBERTSON F. W., 1957. Studies in quantitative inheritance. X. genetic variations of ovary size in *Drosophila*. *J. Gen.*, **55**, 410-427.
- TEISSIER G., 1956. Discriminative biometrical characters in French and Japanese *Drosophila melanogaster*. *Proc. Intern. Genet. Symp.*, Kyoto, 502-505.
- TEISSIER G., 1958. Distinction biométrique des *Drosophila melanogaster* françaises et japonaises. *Ann. Génét.*, **1**, 2-10.
- THOMAS-ORILLARD M., 1967. Application de la méthode des croisements diallèles à l'étude du déterminisme du nombre d'ovarioles chez *Drosophila melanogaster* MEIG. *Ann. Génét.*, **10**, 207-211.

DISCUSSION

LEGAY : Ce n'est pas une question, mais plutôt une constatation qui résulte de cette communication et de celles qui l'ont précédée. Il semble bien que pour répondre par une certaine fécondité à une certaine situation dans l'équilibre des populations naturelles, l'organisme dispose de nombreux mécanismes ; certains sont physiologiquement possibles dans un milieu donné, si bien qu'on pourrait expliquer la prédominance de certains mécanismes dans certaines races.

Oui. C'est un domaine encore inexploré mais je pense que maintenant on peut commencer à l'aborder.

VERDIER : A l'occasion des différentes combinaisons, avez-vous rencontré une relation inverse entre nombre d'ovarioles de fécondité et taille des œufs ?

Une relation inverse est très évidente pour *Locusta* : nombreux œufs, petits ou peu d'œufs, gros, les tailles pouvant aller du simple au double à l'intérieur d'une souche. L'intérêt éventuel du petit nombre, en termes de dynamique ultérieure, pourrait résider par le correctif à considérer : viabilité (compensatrice) des larves.

Chez la *Drosophila*, la taille des œufs est un caractère variable mais qui ne semble pas influencé directement par la fécondité. On peut faire en particulier deux remarques. En premier lieu, lorsque l'on dispose d'adultes nains à la suite d'une sous-alimentation larvaire, on constate que les femelles pondent un nombre d'œufs très réduit mais ceux-ci sont presque aussi gros que ceux produits par les femelles normales. En second lieu, j'ai étudié récemment (*Ann. Nutr. Alim.*, 1968, **22**, 287-

295) la fécondité et la longueur des œufs pour trois milieux nutritifs différents. C'est sur le milieu qui permet la plus forte ponte que l'on observe les œufs les plus petits. Mais c'est le milieu classé en second pour la fécondité qui donne les œufs les plus gros.

A l'occasion des métissages, trouvez-vous, pour quelques caractères étudiés, une différence selon le sens du croisement évoquant dans certains cas une matroclinie ?

Je pense qu'il doit effectivement exister dans certains cas une influence matroclinie mais je n'ai pas étudié en détail ce problème jusqu'à présent.

SUR LE DÉTERMINISME DES CASTES CHEZ LES BOURDONS (HYMENOPTERA, APOIDEA, BOMBUS LATR.)

A. POUVREAU

Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux, I. N. R. A ,
91 - Bures-sur-Yvette

RÉSUMÉ

L'auteur vérifie expérimentalement par mesures morphométriques l'hypothèse d'une augmentation de taille des ouvrières de Bourdons au cours de l'évolution de la colonie sur trois colonies des espèces *B. pratorum*, *B. lucorum* et *B. lapidarius* L. Il discute les conditions d'apparition des reines dans la colonie. Elles semblent liées au rapport ouvrières/larves réglant la quantité de nourriture que reçoit chaque larve chez certaines espèces, et chez d'autres espèces à l'intervention d'un « mécanisme aiguilleur » lié à des caractéristiques physiologiques des larves.

L'étude du métabolisme respiratoire des larves de *Bombus* pourrait permettre de dégager un critère mesurable du polymorphisme des imagos.

INTRODUCTION

Les Bourdons de la zone tempérée ont un cycle biologique annuel.

La société de Bourdons comprend généralement une femelle fertile ou reine (monogynie), des mâles et des femelles stériles, les ouvrières. La reine fonde un nid au printemps, pond et élève seule les premières larves qui donnent naissance à de petites ouvrières. Celles-ci participent aussitôt au travail social. Puis naissent des ouvrières de plus en plus grosses. Au cours de l'été apparaissent les formes sexuées. La population disparaît à l'automne, à l'exception des jeunes reines qui hivernent.

L'observation d'une colonie de Bourdons permet généralement de discerner des différences sensibles dans la taille des femelles.

J'étudierai le déterminisme des castes sous deux aspects :

- le polymorphisme des ouvrières,
- la production des sexués, à une époque déterminée de l'année, en essayant de mettre en évidence, sinon le mécanisme, du moins certains facteurs de cette production.

RÉSULTATS

Polymorphisme des ouvrières

Certains auteurs (SLADEN, 1912 ; FRISON, 1927 ; PLATH, 1934) avaient remarqué que les ouvrières de Bourdons augmentaient de taille à mesure que la saison s'avancait et que la nourriture devenait plus abondante. Ces observations ont été corroborées par les travaux de RICHARDS (1946). Utilisant à la fois la longueur des ailes et le poids des individus comme indication de taille, RICHARDS constate que, dans chaque colonie de *Bombus agrorum* FAB. étudiée, les ouvrières les plus anciennes sont plus petites, les jeunes ouvrières plus grosses.

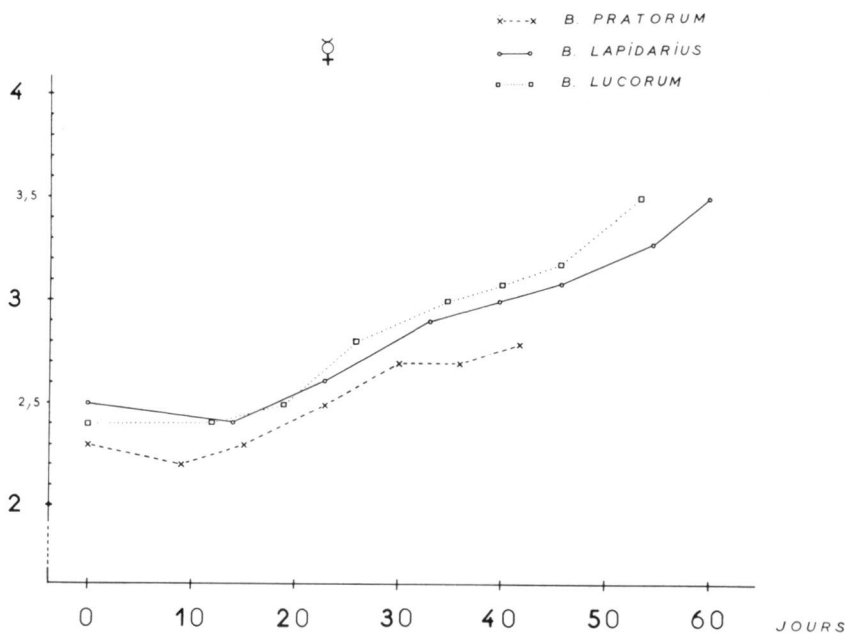


FIG. 1. — Mesures de la longueur de la cellule radiale de l'aile antérieure d'ouvrières de *Bombus*, en fonction de leur période d'apparition dans le nid

(En abscisse : Nombre de jours à partir de l'apparition des premières ouvrières)
(En ordonnée : Longueur de la cellule radiale (mm) d'ouvrière)

Si l'indication de l'âge d'une ouvrière de Bourdon suivant l'état de sa pubescence (RICHARDS) constitue une méthode assez aléatoire, les résultats obtenus par CUMBER (1949) et BRIAN (1951) ne sont pas non plus exempts de critiques. Ces deux auteurs ont conclu que la taille des ouvrières de *Bombus agrorum* ne subit aucune augmentation au cours de l'évolution de la colonie.

Des mesures de la longueur de la cellule radiale de l'aile antérieure (suivant la technique utilisée par KNEE et MEDLER, 1965) m'ont permis d'effectuer une analyse morphométrique de la taille des ouvrières de Bourdons d'âges différents.

Les études morphométriques portent sur trois colonies de chaque espèce : *Bombus pratorum* L., *Bombus lucorum* L., *Bombus lapidarius* L., élevées en serre. Chacune de ces colonies a eu un développement normal, produisant ouvrières et individus sexués. Les ouvrières d'une même couvée sont marquées, sur la partie supérieure du thorax, après une légère anesthésie par le gaz carbonique, d'un point de peinture de la même couleur.

Les valeurs moyennes des mensurations d'ouvrières appartenant aux couvées successives sont rapportées sur la figure 1.

Il apparaît, d'après ces résultats, que la taille des ouvrières des trois espèces de Bourdons étudiées, augmente progressivement au cours de l'évolution de la colonie. Toutefois, les mensurations des premières couvées d'ouvrières indiquent une légère diminution de taille.

La variation de la taille des ouvrières adultes nées au cours de la saison peut s'expliquer par la quantité de nourriture reçue pendant la vie larvaire.

Les graphiques indiquent que la taille des imagos dépend d'un rapport « ouvrières/larves ». La taille des ouvrières des premières couvées paraît être en relation avec la quantité de nourriture qu'elles ont reçue par les soins de la reine seule, alors que la taille des ouvrières issues des couvées suivantes suggère une intervention croissante des ouvrières nourrices dans leur alimentation.

Comparaison entre les ouvrières et les reines

Chez les Bourdons, il existe, en général, des castes morphologiquement définies. Les reines sont habituellement plus grosses que les ouvrières de la même espèce, mais il n'y a aucune couleur ni aucune autre différence morphologique externe susceptible de les distinguer. La différence de taille entre les reines et les ouvrières est plus nettement marquée chez certaines espèces (*Bombus terrestris* L., *Bombus lucorum* L., *Bombus lapidarius* L.) que chez d'autres (*Bombus pratorum* L., *Bombus hortorum* L., *Bombus agrorum* FAB.). Dans ce dernier cas, il est parfois difficile de distinguer une grosse ouvrière d'une petite reine. Cependant, d'un point de vue statistique, la taille des ouvrières est nettement plus faible que celle des reines. En fait, la seule différence réelle entre les grosses ouvrières et les reines de petite taille est d'ordre physiologique.

Apparition des reines

La quantité de nourriture que reçoit une larve dépend non seulement du nombre d'ouvrières adultes présentes dans la colonie pour récolter les aliments et les distribuer, mais aussi du nombre de larves à nourrir. CUMBER (1949) a étudié le rapport « ouvrières/larves » dans des colonies à différents stades de développement. Cet auteur constate que dans les nids où apparaissent de jeunes reines, il y a une ouvrière pour chaque larve, tandis que cette proportion est plus faible à des phases d'évolution de la colonie moins avancées.

FREE (1955) a examiné la descendance de colonies de *Bombus pratorum* comportant un nombre variable d'ouvrières. Lorsqu'il y a une proportion de deux ouvrières pour une larve, des reines apparaissent.

Chez *Bombus hypnorum* L. (RÖSELER, 1967), dans une colonie comprenant une

ouvrière pour 2,6 larves, il est apparu seulement des ouvrières ; un autre nid, où chaque ouvrière prend soin de 1,2 larve en moyenne, a donné naissance à des ouvrières et à des reines.

Ces observations mettent en évidence que la quantité de nourriture donnée aux larves femelles peut être prise en considération pour déterminer la caste de l'individu.

Si le rapport « ouvrières/larves » gouverne, dans certaines limites, la quantité de nourriture que chaque larve reçoit, la question se pose de savoir comment s'opère l'augmentation de ce rapport, dont la conséquence est l'apparition des reines dans la colonie.

L'utilisation d'un tel rapport suscite, cependant, quelques réserves. Il n'est pas tenu compte, en particulier, des variations des besoins alimentaires des larves en fonction de leur âge.

CUMBER (1949), en étudiant le rythme de ponte d'une reine de *Bombus agrorum*, constate qu'il y a réduction du nombre d'œufs déposés avant l'apparition des formes sexuées. Ce phénomène a pour résultat une augmentation du nombre d'ouvrières disponibles pour prendre soin de chaque larve.

Chez *Bombus ternarius* K., PLOWRIGHT (1966) démontre que la courbe en forme de « S », représentant la production totale d'œufs, indique une augmentation du rapport « ouvrières/larves » ; de plus, la proportion entre ouvrières et larves devrait suivre un accroissement d'allure linéaire au point d'inflexion de la courbe en « S ». Autrement dit, cet auteur considère qu'il n'est pas nécessaire que la ponte de la reine diminue pour que la proportion entre ouvrières et larves augmente. Cependant, il n'existe aucune preuve directe en faveur d'un brusque accroissement du rapport « ouvrières/larves » au moment de l'apparition des reines dans les colonies de *Bombus ternarius*.

Chez les espèces « pocket-making » ⁽¹⁾, où il existe un accroissement progressif de la taille, depuis les plus petites ouvrières jusqu'aux reines, celles-ci proviennent généralement de larves dont la position, au sein du groupe de cellules larvaires, est plus favorable. CUMBER montre, chez *Bombus agrorum*, que les larves situées au centre du groupe de cellules reçoivent davantage de nourriture et sont conséquemment plus grosses, que celles qui occupent une position périphérique.

Mais le facteur quantitatif n'est peut-être pas suffisant pour déterminer l'apparition des reines dans les colonies des espèces « pollen-storing ». Plus important que la quantité globale de nourriture reçue pourrait être la quantité qui est distribuée aux larves à certaine période critique. Selon PLOWRIGHT et JAY (1968), l'intervention d'un « mécanisme aiguilleur » du développement empêcherait l'apparition des femelles de taille intermédiaire, mécanisme qui serait lié à des caractéristiques physiologiques des larves. L'examen du développement de portions de couvain mixte (reines-ouvrières) donne à penser que chez *Bombus ternarius*, le « mécanisme aiguilleur » du développement peut intervenir grâce à une augmentation soudaine de la quantité

⁽¹⁾ Chez les Bourdons, plusieurs œufs sont déposés ensemble dans une cellule. Après éclosion, les larves sont nourries progressivement, selon deux procédés. Cette différence dans l'alimentation larvaire a amené SLADEN (1912) à distinguer :

- les espèces « pocket-making »,
- les espèces « pollen-storing ».

Chez les espèces du premier groupe, les larves sont nourries de pollen accumulé dans des réceptacles cireux disposés sur le côté de la cellule larvaire. Les espèces « pollen-storing » alimentent leurs larves à partir d'une « bouillie » de pollen et de miel entreposée dans des réceptacles non contigus aux cellules larvaires.

fournie à quelques larves du 4^e stade, celles-ci devenant alors des reines. Il convient de ne pas éliminer définitivement pour autant l'hypothèse qualitative, selon laquelle il y aurait production d'une substance nutritive spéciale, comparable à la « gelée royale » sécrétée chez *Apis mellifica*.

CONCLUSION

En l'absence d'une connaissance précise des mécanismes physiologiques dans le déterminisme des castes chez les Bourdons, il serait peut-être arbitraire de considérer la quantité et la qualité de la nourriture donnée aux larves comme des facteurs totalement indépendants. Des études du métabolisme respiratoire des larves de *Bombus* — comme celles que j'ai entreprises chez *Bombus terrestris* (POUVREAU, 1968) — permettront notamment de dégager un critère mesurable du polymorphisme des imagos.

SUMMARY

CASTE DIFFERENTIATION IN BUMBLEBEES (HYMENOPTERA, APOIDEA, BOMBUS LATR.)

By morphometric measurements, the author controls the hypothesis of an increase of the size of bumble-bee workers during the evolution of the colony, on three colonies of the species *B. pratorum* L., *B. lucorum* L., and *B. lapidarius* L.

The conditions on which the queens appear in the colony are discussed. In some species these conditions seem to be related to the workers/larvae ratio which commands the quantity of food received by each larva and in other species by means of a « switching mechanism » in connection with physiological characteristics of the larvae.

The study of the respiratory metabolism in *Bombus* larvae should reveal a measurable standard of the adult polymorphism.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BRIAN A. D., 1951. Brood development in *Bombus agrorum* (Hym., Bombidae). *Entomol. Monthly Mag.*, **87**, 207-212.
- CUMBER R. A., 1949. The biology of humble-bees, with special reference to the production of the worker caste. *Trans. Roy. Ent. Soc. Lond.*, **100**, 1-45.
- FREE J. B., 1955. Queen production in colonies of bumblebees. *Proc. Roy. Ent. Soc. Lond.*, **30**, 19-25.
- FREE J. B., BUTLER C. G., 1959. *Bumblebees*. Collins. London.
- FRISON T. H., 1927. The development of the castes of bumblebees (Bremidae, Hym.). *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **20**, 156-178.
- KNEE W. J., MEDLER J. T., 1965. The seasonal size increase in bumblebee workers (Hym., Bombus). *Canad. Ent.*, **97**, 1149-1155.
- MEDLER J. T., 1962. Morphometric studies on bumblebees. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **55**, 212-218.
- PLATH O. E., 1934. *Bumblebees and their ways*. Mac Millan, 201 p.
- FLOWRIGHT R. C., 1966. *Domestication and caste differentiation in bumblebees*. Ph. D. Thesis. Univ. of Manitoba.
- FLOWRIGHT R. C., JAY S. C., 1968. Caste differentiation in Bumblebees (*Bombus* LATR., Hym.). I. The determination of female size. *Ins. Soc.*, **15**, 171-192.
- POUVREAU A., 1968. Évolution de la consommation d'oxygène au cours du développement larvaire des ouvrières de *Bombus terrestris* L. (Hym., Apoidea). *Ann. Abeille*, **11**, 5-14.

- RICHARDS O. W., 1946. Observations on *Bombus agrorum* FAB. (Hym., Bombidae). *Proc. Roy. Ent. Soc. Lond.*, **21**, 66-71.
- RÖSELER P. F., 1967. Untersuchungen über das Auftreten der 3 Formen im Hummelstaat. *Zool. Jb. Physiol.*, **74**, 178-197.
- SLADEN F. W. L., 1912. *The Humble Bee. Its life-history and how to domesticate it*. Mac Millan, London 283 p.

DISCUSSION

LEDoux : *Y a-t-il toujours le même nombre de stades larvaires pour les ouvrières présumptives et les reines présumptives ?*

Oui.

MOREAU : *Peut-on modifier expérimentalement le rapport ouvrières/larves à un moment donné et quel en est le résultat ?*

Peu d'expériences ont été effectuées en vue de modifier le rapport « ouvrières/larves ». RÖSELER (1967), en prélevant les ouvrières adultes d'une colonie de *Bombus terrestris* au fur et à mesure de leur apparition, permet à la reine de s'occuper seule du couvain. Cependant, au bout d'un certain temps, la reine ne peut plus élever de larves et le nid périclité.

L'enrichissement expérimental en ouvrières étrangères de nids de Bourdons de la même espèce provoque un accroissement du nid. L'adoption de plusieurs ouvrières par la fondatrice, ou par les autres membres de la colonie, soulève certaines difficultés et se fait généralement au début de l'évolution de la colonie. Ces expériences (résultats non publiés) n'ont jamais eu pour conséquence l'apparition de sexués au cours des jours suivants.

RAHN : *Dans l'étude de l'évolution de la taille des ouvrières au cours de la vie de la colonie, vous utilisez les mesures des cellules radiales. Avez-vous des résultats quant à la fidélité de ce paramètre ? (Corrélation avec le poids moyen par exemple.)*

Il est évident que des mesures linéaires — simples ou sous forme de rapport — constituent la meilleure expression pour comparer les individus d'une espèce, ou entre espèces. Une fois connue la gamme de variation, les mensurations des cellules radiales peuvent être utilisées pour déterminer les variations de taille entre les individus.

Dans l'impossibilité qu'il y a de connaître avec précision le degré de réplétion du jabot des ouvrières adultes (l'augmentation de poids d'une ouvrière, après ingestion d'une solution de miel, peut atteindre 50 p. 100 de son poids à jeun), ainsi que la quantité de fèces contenue dans le rectum, les mesures pondérales ne pourraient en aucun cas constituer un paramètre fidèle pour le type d'expériences que j'ai entrepris.

FOURCHE : *Comment comptez-vous atteindre le polymorphisme entre reine et ouvrière à partir de mesures respirométriques ?*

Quelques mesures micro-respirométriques (résultats non publiés) m'ont permis de constater que des différences sensibles se manifestent dans la consommation d'oxygène au cours de la vie larvaire des castes chez les Bourdons.

Des mesures de quotient respiratoire de larves à différents stades, en reflétant des différences nutritionnelles, devraient me permettre d'utiliser les mesures des échanges respiratoires comme critère de la détermination des castes.

Des travaux effectués sur *Apis mellifica* par MELAMPY et WILLIS (1939), puis par SHUEL et DIXON (1959, 1968), ont mis en évidence un niveau des échanges respiratoires plus élevé chez les larves à descendance de reines que chez celles d'ouvrières.

LEDoux : *Y a-t-il des différences entre les organes reproducteurs des ouvrières et ceux des reines ?*

L'appareil génital des ouvrières est semblable, au point de vue structural, à celui des reines. Seule la taille des ovaires permet de distinguer les deux castes. Néanmoins, cette distinction reste délicate lorsqu'il s'agit d'ouvrières de grande taille. Dans ce cas, l'observation de l'état des ovaires d'un individu, au cours des premiers jours suivants sa naissance, ne suffit pas toujours à fixer son appartenance à une caste déterminée.

Quelle est l'origine des mâles ? Reine fondatrice ou ouvrière ?

Dans les colonies normales, les mâles proviennent généralement d'œufs non fécondés déposés par la reine. Toutefois, dans certaines conditions (disparition de la fondatrice, par exemple), les ovaires de quelques ouvrières peuvent se développer. La ponte de ces ouvrières engendre alors des mâles.

ALLÉGRET : *L'alimentation d'une larve apparaît-elle homogène pendant tout le développement larvaire ?*

Dans le cas d'une réponse négative les apports différents pourraient être responsables de l'orientation.

Le pollen est-il remanié par l'ouvrière ?

Des élevages de larves de *Bombus in vitro* pourraient permettre de répondre avec précision à la première question posée.

Les faits montrent qu'il existe un déterminisme simplement quantitatif du polymorphisme des femelles. Mais il est vraisemblable qu'une quantité de nourriture plus importante distribuée aux larves à une certaine période, ou l'intervention d'un facteur qualitatif, pourrait être à l'origine de la différenciation des castes.

Il a été démontré (BAILEY, 1954) que les ouvrières de Bourdons peuvent digérer des quantités relativement faibles de pollen en comparaison de la capacité des ouvrières d'Abeille. On est arrivé à la conclusion que la quantité de protéines ainsi disponible pour être distribuée dans la nourriture régurgitée aux larves était suffisante. Cependant, il ne faut pas écarter l'hypothèse de sécrétions enzymatiques, au niveau des glandes mandibulaires et pharyngiennes, mélangées à la nourriture des larves de reines et d'ouvrières.

M^{me} WAUTIER : *Y a-t-il des échanges trophallactiques entre les ouvrières et les larves ?*

L'action de la reine et des ouvrières « nourrices » consiste en un apport d'aliments aux larves, mais nous ignorons s'il y a réciprocité dans les rapports. La présence d'une enveloppe cireuse rend très improbables de tels contacts.

FACTEURS MODIFIANT LA FÉCONDITÉ DES LÉPIDOPTÈRES. ÉTUDE DE DEUX *TINEIDAE*; CAS PARTICULIER DE *TINEA PELLIONELLA* L.

G. CHAUVIN

Laboratoire de Biologie animale,
Faculté des Sciences,
35 - Rennes-Beaulieu

RÉSUMÉ

L'auteur compare les actions de la fécondation et du support de ponte chez deux espèces de Tinéides kératinophages vivant sur des milieux différents : *Tinea pellionella* L. et *Monopis rusticella* CLERCK.

Chez *Monopis* l'absence de fécondation et, pour les femelles fécondées, l'absence de support de ponte entraînent une baisse légère de la fécondité.

Chez *T. pellionella*, la quantité d'œufs produits est indépendante de la fécondation. L'action du support de ponte est faible, mais remarquable du fait qu'elle déclenche une activité de vol plus importante de la femelle ce qui réduit la longévité.

INTRODUCTION

EIDMANN, 1931, puis NORRIS, 1934, distinguent trois catégories de Lépidoptères en fonction de l'état de maturation de leurs ovaires à la mue imaginale.

1. Ceux qui ne présentent pas d'œufs prêts à être pondus et qui doivent s'alimenter (espèces diurnes, Piérides par exemple). Le tissu adipeux présent chez l'adulte à la mue imaginale participe cependant à la formation des œufs et la vitellogenèse semble être commandée par des mécanismes hormonaux (KARLINSKY, 1967).

2. Ceux dont tous les œufs sont formés à la mue imaginale (Lymantrides et Bombycides par exemple). Ils ne s'alimentent pas, le tissu adipeux doit assurer tous les besoins de l'adulte.

3. Ceux dont une partie seulement de la ponte est prête. L'alimentation est facultative ou nulle. Comme dans le cas précédent, le tissu adipeux assure à la fois

la formation des œufs et l'essentiel des activités imaginale (Phycitidae, Ecophoridae, Plutellidae, Tortricidae, Tineidae, etc.).

Pour ces trois groupes, la fécondité (nombre d'œufs formés par les ovaires) dépend de l'alimentation et des conditions de vie des larves. Les facteurs agissant sur la nymphe ont été peu étudiés; POPOV, 1956, note une action de la température chez *Hyponomeuta*.

Chez les espèces des groupes 1 et 3 dont les œufs évoluent totalement ou en partie pendant la vie imaginale, la fécondité est en outre modifiée par différents facteurs agissant sur l'adulte. Citons en plus des facteurs écologiques, température, humidité, luminosité et espace vital, l'absorption de nourriture, la présence d'un support de ponte, la possibilité de déposer les œufs et enfin la fécondation ⁽¹⁾.

Une étude détaillée de l'action de ces différents facteurs a été réalisée par BENZ, 1969, chez *Zeiraphera*, elle met en évidence les actions cumulatives et même synergiques de ces facteurs, l'auteur supposant leur intégration au niveau du système nerveux. Dans de mauvaises conditions, les femelles vierges et à jeun, produisent un nombre minimal d'œufs. Un espace vital correct et l'absorption de nourriture augmentent la production des œufs. Celle-ci devient encore plus forte si les femelles sont fécondées et mises en présence d'un support de ponte convenable. L'activité ovarienne est stimulée, d'une part par la présence de sperme (le nombre des spermatozoïdes paraissant sans importance) et, d'autre part, par celle d'un support de ponte convenable.

Une étude de l'oviposition et de la vitesse de formation des œufs chez des femelles vierges et fécondées de *Tinea pellionella* L. (CHAUVIN, 1970) nous a laissé penser que le fonctionnement ovarien était, chez cette espèce, simplifié par rapport au schéma de BENZ. Il nous a semblé alors intéressant de comparer les actions de la fécondation et du support de ponte chez deux espèces de Tinéides kératinophages vivant dans des milieux différents : *Tinea pellionella* L. et *Monopis rusticella* CLERCK.

MÉTHODE D'ÉTUDE

Les adultes de ces deux espèces ne s'alimentent pas, ont des activités nocturnes et vivent de 6 à 15 jours. L'élevage au laboratoire s'effectue sur des peaux de rat musqué à la température de 20 à 25°C. Les larves de *Monopis* tissent des galeries de soie, elles vivent normalement sur des cadavres de petits Mammifères, leur élevage n'est possible qu'en atmosphère très humide (au-dessus de 90 p. 100). Les chenilles de *Tinea* vivent dans un fourreau mobile et s'alimentent à partir de tissus de laine, leur élevage s'effectuant à faible humidité (40 à 50 p. 100).

Pour nos essais, les nymphes femelles sont sélectionnées par pesée, les sujets moyens et de poids voisins sont seuls retenus (12 à 15 mg pour *Monopis*, 6 à 9 mg pour *Tinea*). Ces nymphes sont isolées dans des boîtes de Pétri, le support de ponte étant un fragment de peau de rat musqué de 1,5 cm de côté et de forme carrée. Les adultes ainsi obtenus sont maintenus dans des conditions constantes : 25°C et humidité supérieure à 90 p. 100 pour *Monopis*, 25°C et 40 à 50 p. 100 d'humidité pour *Tinea*. Pour chaque espèce deux groupes sont constitués, dans l'un les femelles sont fécondées dans la nuit qui suit la mue imaginale, dans l'autre elles restent vierges. La somme des œufs pondus et des œufs encore présents dans les gaines ovariennes au moment de la mort, correspond pour chaque sujet à la fécondité totale.

⁽¹⁾ Ces facteurs ont été souvent étudiés chez les espèces du groupe 3 : humidité, température, alimentation, fécondation chez *Ephesia* (NORRIS, 1933 et 1934) ; fécondation chez *Ephesia* et *Bupalus* (BRANDT, 1947) ; température et humidité chez *Hofmannophila* (WOODROFFE, 1951) ; action de la lumière chez *Eupoecilia* et *Laspeyresia* (GEOFFRION, 1959) ; rôle du support de ponte chez *Scrobipalpa* (ROBERT, 1964) ; humidité, ponte et accouplement chez *Galleria* (ALLEGRET, 1966) ; accouplement chez *Atteva* (TAYLOR, 1967).

RÉSULTATS

Le tableau indique les résultats obtenus avec différentes séries : femelles fécondées avec support de ponte convenable, femelles fécondées sans support de ponte, femelles vierges avec ou sans support de ponte.

TABLEAU I

Séries	<i>Monopis rusticella</i>			<i>Tinea pellionella</i>		
	Fécondation support	Fécondation sans support	Vierges support	Fécondation support	Vierges support	Vierges sans support
Nombre de sujets	10	10	10	20	20	10
Poids moyen des nymphes en mg	13,3 $\pm$ 0,2	13,3 $\pm$ 0,5	13,0 $\pm$ 0,4	7,5 $\pm$ 0,2	7,5 $\pm$ 0,1	7,9 $\pm$ 0,1
Longévité en jours	5,6 $\pm$ 0,3	11,4 $\pm$ 0,7	6,1 $\pm$ 0,3	9,1 $\pm$ 0,6	15,1 $\pm$ 0,4	11,8 $\pm$ 1,2
Nombre d'œufs pondus	85,1 $\pm$ 10,2	11,6 $\pm$ 4,5	1,0 $\pm$ 0,7	109,8 $\pm$ 7,5	94,8 $\pm$ 5,9	68,5 $\pm$ 10,3
Œufs restant dans les ovaires	23,1 $\pm$ 8,5	87,1 $\pm$ 5,4	94,3 $\pm$ 3,4	3,0 $\pm$ 0,9	21,2 $\pm$ 6,2	35,5 $\pm$ 12,0
Fécondité	108,2 $\pm$ 4,8	93,7 $\pm$ 3,1	95,3 $\pm$ 3,4	112,8 $\pm$ 7,1	116,1 $\pm$ 3,2	104,0 $\pm$ 4,6

Chez *Monopis*, l'absence de fécondation provoque une légère diminution de la fécondité (95,3 au lieu de 108,2) et une rétention presque totale de la ponte. La copulation paraît être indispensable à l'oviposition. Pour les femelles fécondées, l'absence de support de ponte entraîne une rétention des œufs et une baisse de fécondité presque aussi importante que dans le cas précédent. Dans les deux cas la baisse de fécondité est très faible, de l'ordre de 10 p. 100 seulement.

Chez *Tinea*, l'absence de fécondation entraîne une rétention des œufs mais en présence d'un support de ponte convenable ne modifie pas quantitativement le fonctionnement global des ovaires. La durée de vie imaginale est prolongée chez les femelles vierges. Comme nous l'avons montré (CHAUVIN, 1969), ceci correspond à une production retardée des œufs et à une ponte groupée en fin de vie. Chez les femelles vierges, dans le cas d'une absence de support de ponte convenable, il y a une baisse légère de la fécondité. La cause de cette baisse nous paraît évidente : la durée de vie est à peine plus longue que celle des femelles fécondées. La diminution de la durée de vie (11,8 au lieu de 15,1) des femelles vierges en l'absence de support

de ponte doit être liée à une activité de vol plus grande ou désordonnée ; ces sujets présentent une usure précoce de leurs ailes, mais une étude actographique est nécessaire pour confirmer cette explication.

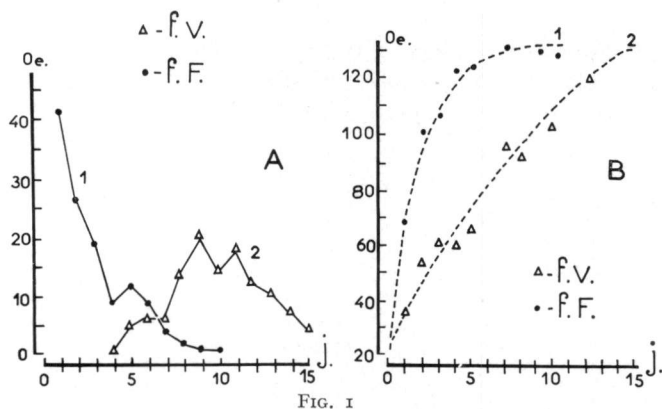


FIG. 1
A. — Action de l'accouplement sur la ponte de *Tinea*

En abscisses : jours de vie successifs ; en ordonnées : pontes journalières. 1 : femelles fécondées (f.F.) ; 2 : femelles vierges (f.V.).

B. — Temps de formation des œufs

En abscisses : jours de vie successifs ; en ordonnées : total des œufs formés par les ovaires. Ce nombre qui traduit l'activité ovarienne est obtenu en additionnant le nombre des œufs pondus avec celui des œufs prêts à la ponte et contenus dans le système génital, ces œufs étant comptés après dissection des gonades. 1 : femelles fécondées (f.F.) ; 2 : femelles vierges (f.V.).

CONCLUSION

Bien qu'étant des espèces très voisines *Monopis* et *Tinea* présentent de notables différences dans leur comportement ovarien.

Monopis présente un cas presque identique à celui de *Zeiraphera* étudié par BENZ, la copulation et le substrat de ponte agissent sur la fécondité. Soulignons toutefois la faible importance de ces deux facteurs.

Chez *Tinea* la quantité d'œufs produite est indépendante de la fécondation. L'action du support de ponte est faible mais elle est remarquable car elle permet de formuler l'hypothèse d'une action indirecte, par l'intermédiaire du métabolisme correspondant à l'activité générale de la femelle, hypothèse qui n'apparaît pas dans le schéma de BENZ. L'absence de support de ponte en déclenchant une activité de vol plus importante de la femelle, réduit sa longévité. Une quantité déterminée des réserves du tissu adipeux semble être utilisable, à l'état imaginal, essentiellement pour la formation des œufs ; son utilisation s'effectue indépendamment de la fécondation. Ce cas est très proche des espèces parthénogénétiques, il pose le problème de l'adaptation de la fonction ovarienne à des conditions écologiques spéciales. On peut noter, par ailleurs, une activité sexuelle restreinte du mâle chez *Tinea* : un seul accouplement fait cesser les périodes cycliques de vol (CHAUVIN, 1968) et il semble d'autre part qu'un mâle ne puisse féconder qu'une seule femelle.

SUMMARY

FACTORS MODIFYING FERTILITY IN LEPIDOPTERA.

STUDY OF TWO TINEIDAE, SPECIAL CASE OF *TINEA PELLIONELLA* L.

The author compares the actions of fertilization and breeding support in two species of keratinophagous Tineids living in different environments : *Tinea pellionella* L. and *Monopis rusticella* CHERKC.

In *Monopis* the absence of fertilization, and for fertilized females, the absence of breeding support, leads to a slight lowering of fertility.

In *T. pellionella*, the quantity of eggs produced is in dependent of fertilization. The action of breeding support is weak but remarkable as it triggers off greater flying activity in the female, which reduces longevity.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALLEGRET P., 1966. Observations et données expérimentales sur le fonctionnement des ovaires chez l'adulte de *Galleria mellonella* L. (Lépidoptère Pyralide). *C. R. Soc. Biol.*, **160**, 1939-1943.
- BENZ G., 1969. Influence of mating, insemination, and others factors on oögenesis and oviposition in the moth *Zeiraphera diniana*. *J. Insect Physiol.*, **15**, 55-71.
- BRANDT H., 1947. Über den Einfluss der Kopulation auf die Eiproduktion und Eiablage von Schmetterlingsweibchen. *Z. Naturforschg.*, 2 b., 301-308.
- CADEILHAN L., 1965. Action de la plante-hôte sur l'ovogenèse de l'adulte d'*Acrolepia assectella* ZELL. (Insecte Lépidoptère). *C. R. Acad. Sc.*, **261**, 1910-1913.
- CHAUVIN G., 1968. Étude de l'activité de *Tinea pellionella* L., (Lépidoptère Tineidae). Enregistrement de la sortie des adultes, du vol et de la ponte. *Rev. Comp. Animal.*, **2**, 49-58.
- CHAUVIN G., 1969. Accouplement, ponte et évolution des ovaires chez *Tinea pellionella* L. (Lépidoptère Tineidae). *C. R. Soc. biol.*, **163**, 2673-2677.
- EIDMANN H., 1931. Morphologische Untersuchungen am weiblichen Genitalapparat der Lepidopteren. II. Physiologischerteil. *Z. angew. Entomol.*, 57-112.
- GEOFFRION R., 1959. Étude biologique de la *Cochylis* et de l'*Eudemis* (Clysia ambiguella HB. et Polychrosis botrana SCHIFF) dans les vignobles du Val de Loire et recherches sur la fécondité de la *Cochylis* et du *Carpocapse* (Laspeyresia pomonella L.). Thèse, Faculté des Sci. de Poitiers, Angers, 204 p.
- KARLINSKI A., 1967. Reprise de la vitellogenèse après implantation de corpora allata chez *Pieris brassicae* L. (Lépidoptère). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **264**, 1735-1738.
- NORRIS M. J., 1934. Contribution towards the study of Insect fertility. Adult nutrition, fecundity, and longevity in the genus *Ephestia* (Lepidoptera, Phycitidae). *Proc. Zool. Soc.*, London, 333-360.
- POPOV P., 1956. Contribution à la biologie, écologie, et prognose de *Hyponomeuta malinellus* ZELL. en Bulgarie. *Selkostoпрaska*, **9**, 21-36.
- ROBERT P., 1964. Influence de la plante-hôte sur l'activité reproductrice de la teigne de la betterave *Scrobipalpa ocellatella* BOYD. *Proc. XII^e Int. Cong. Ent.*, London, 552-553.
- TAYLOR O. R., 1967. Relationship of multiple mating to fertility in *Atteva punctella* (Lepidoptera Hyponomeutidae). *Ann. ent. Soc. Am.*, **60**, 583-590.
- WOODROFFE G. E., 1951. A life-history study of the brown house moth, *Hofmannophila pseudospretella* (STAINT.) (Lep. Oecophoridae). *Bull. ent. Res.*, **41**, 529-553.

DISCUSSION

DAVID : Pourriez-vous nous donner quelques détails sur les variations de taille des œufs en fonction du rang de ponte ?

Chez les femelles fécondées, les œufs pondus pendant les 24 heures qui suivent l'accouplement sont plus gros (longueur moyenne de 489 microns) que ceux pondus

entre les deuxième et huitième jours de vie (452 microns). Après le huitième jour, les œufs sont de petite taille (432 microns). Les variations de taille des œufs des femelles vierges à ponte retardée sont identiques. Ces variations entraînent des différences de comportement des larves après leur éclosion.

VERDIER : *Le comportement après éclosion, s'il est bien en rapport avec la nécessité impérative de prise alimentaire, est-il lié à une persistance différentielle de vitellus dans l'intestin moyen ?*

La taille des œufs, allant linéairement de 13 à 15 unités, a-t-elle comme conséquence un nombre différent de stades larvaires si le nombre moyen de ceux-ci est assez élevé ?

Nous avons observé, aussitôt après l'éclosion, que les larves issues des œufs de forte taille construisent rapidement leur fourreau, alors que les autres se déplacent et s'alimentent avant de commencer leur construction.

Nous ne sommes en mesure ni de préciser si de telles différences sont liées à une persistance différentielle du vitellus dans l'intestin, ni de dire si elles modifient le déroulement du cycle larvaire.

RAHN : *Les études à l'actographe montrent que le mâle ne s'accouple qu'une seule fois. Est-il possible de préciser ses potentialités sexuelles propres, par exemple en lui renouvelant des femelles vierges tous les jours ? Quelle est la longévité des mâles ?*

Nos essais qui ne portent actuellement que sur 4 mâles sont trop limités pour que nous puissions répondre avec certitude. Toutefois, le renouvellement de la femelle, toutes les 24 heures et pendant huit jours, a montré que seuls les œufs de la première femelle donnaient naissance à des larves.

La longévité des mâles est comprise entre 10 et 20 jours, elle semble être prolongée par un accouplement ; ce résultat est logique puisque l'activité de vol devient, après un accouplement, très réduite ou nulle, chez les mâles.

MOREAU : *Vous avez utilisé le même support de ponte pour les deux insectes. A-t-il la même valeur dans les deux cas en tant que « stimulus de ponte » ?*

Le support de ponte utilisé ne semble pas avoir la même valeur dans les deux cas. *Tinea* accepte de déposer ses œufs sur des supports très variés et sans valeur alimentaire pour ses larves (coton hydrophile, papier, étamine de nylon) ; c'est d'ailleurs pour cela qu'il nous a été possible d'enregistrer la ponte des femelles. *Monopis*, au contraire, ne semble accepter pour déposer ses œufs, que des substrats qui présentent une valeur alimentaire pour ses larves. Des expériences en cours montrent que cette espèce dépose préférentiellement ses œufs sur des supports humides.

VERDIER : *La suggestion intéressante d'une tendance vers une modalité parthénogénétique (nombre d'œufs formés avec ou sans fécondation) résulte-t-elle d'une conception phylétique générale comme la comparaison avec les Psychides, ou avez-vous observé des développements embryonnaires plus ou moins équilibrés d'œufs non fécondés ?*

Nous n'avons jamais observé le développement embryonnaire d'œufs non fécondés chez *Tinea*, mais le type de fonctionnement ovarien particulier de cette espèce nous fait, en effet, penser aux Psychides.

THIBOUT : *Les expériences ont-elles été faites par couples?*

Si vous mettez plusieurs mâles avec une femelle, avez-vous des copulations multiples ceci en une nuit ou seulement durant toute la vie?

Si vous obtenez des femelles avec plusieurs spermatophores, y a-t-il une action sur la fécondité?

Enfin avez-vous observé si c'est le spermatophore ou le spermatozoïde qui agit sur la fécondité? et avez-vous remarqué des différences entre spermatophores avec ou sans spermatozoïdes?

Nos expériences ont été faites avec des couples isolés.

En mettant plusieurs mâles avec une seule femelle nous avons obtenu jusqu'à trois fécondations en une seule nuit (présence de 3 spermatophores dans la bourse copulatrice), mais nous n'avons pas, dans ce cas, étudié la fécondité.

L'étude permettant de préciser l'action du spermatophore ou l'action des spermatozoïdes est très délicate à réaliser et elle n'a pas été entreprise.

LEDoux : *Est-il exact que l'on peut élever de nombreuses générations de T. pellionella sans renouveler la nourriture? Il y aurait diminution de taille. Que se passe-t-il pour la fécondité?*

Dans nos récipients d'élevage (bocaux de 0,5 l contenant 50 à 100 g de nourriture) nous pouvons obtenir plusieurs générations, mais dès la seconde, la taille et la fécondité des individus diminuent. Après deux ans environ il n'y a plus d'animaux vivants dans les récipients. Notons que les sujets sous-alimentés et de faible taille, remis avec de la nourriture fraîche, produisent des descendants normaux en ce qui concerne la taille et la fécondité.

INFLUENCE DES FACTEURS D'ENVIRONNEMENT PRÉIMAGINAL SUR LA FÉCONDITÉ DE *DROSOPHILA MELANOGASTER*

F. LINTS

*Laboratoire de Génétique,
Faculté des Sciences agronomiques,
Kardinaal Mercierlaan, 92
B-3030 Heverlee (Belgique)*

RÉSUMÉ

Des expériences de laboratoire sur des hybrides de *Drosophila melanogaster* (souches Abeele et Gabarros) ont permis d'étudier la fécondité de la descendance par la mesure de la taille thoracique, de la durée de développement, du nombre total d'œufs pondus durant le cycle, de la moyenne de ponte journalière, de la période de ponte effective et de la longévité et la variation de ces facteurs à différentes températures et pour différentes densités d'œufs. Les résultats sont exprimés par des courbes de régression. Les faits les plus intéressants qui apparaissent sont la décomposition de la notion de « fécondité » en plusieurs composants : fécondité totale, fécondité moyenne et longévité et l'influence importante de la température d'élevage et de la densité de population au stade préimaginal sur les caractéristiques quantitatives de l'insecte.

De nombreuses études ont été consacrées aux caractères quantitatifs de la *Drosophile* ; parmi ceux-là la fécondité reste néanmoins un des traits les moins bien connus des généticiens et des entomologistes. La raison en est sans doute double : d'une part la définition précise et le déterminisme de cette fonction sont complexes et d'autre part sa mesure exacte exige des observations journalières durant deux à trois mois. Néanmoins, nous sommes relativement bien informés sur l'influence des facteurs génétiques et de l'environnement immédiat, c'est-à-dire agissant durant la vie imaginale de l'insecte ; certaines conclusions généralement admises à ce sujet semblent pourtant pouvoir être remises en question. Par contre nous ne savons pratiquement rien en ce qui concerne l'influence des facteurs d'environnement antécédents, c'est-à-dire l'influence des variations des caractères physiologiques et morphologiques parentaux, quelle que soit l'origine de ces variations, non plus qu'en ce qui concerne l'influence des conditions d'environnement préimaginaux.

Deux séries d'expériences ont été réalisées avec des hybrides de *Drosophila melanogaster* obtenus par croisement des souches hautement consanguines *Abeele* et *Gabbaros*. Dans une première expérience un certain nombre d'œufs a été récolté et distribué par lots de 3, 7, 15, 30, 60, 120, 240, 480 œufs par milieu de culture ; le développement s'est effectué à 25°C. Dans une seconde expérience des œufs ont été récoltés et distribués dans les milieux de culture par lots de 30 ; le développement s'est ensuite effectué aux températures de 16, 19, 22, 25, 28 et 31°C. Dès l'éclosion, et suivant une procédure identique dans les deux expériences, un certain nombre de couples ont été isolés à 25°C et la ponte journalière dénombrée jusqu'à la mort. Différents autres caractères ont également été mesurés, et notamment la taille thoracique, la durée de développement et un certain nombre de caractéristiques ayant trait à la fécondité : le nombre total d'œufs pondus au cours de la vie, la moyenne de ponte journalière, la période de ponte effective et la longévité. Pour plus de détails concernant le matériel et les méthodes utilisés dans ces expériences voir LINTS et LINTS, 1969 et en préparation. Pour la bonne intelligence de ce qui suit il faut néanmoins noter que lorsque différents groupes de drosophiles d'un même génotype sont soumis à différentes températures durant leur développement préimaginal, la durée de développement, de la fécondation à l'émergence, est raccourcie et la taille de l'imago réduite, en fonction de l'accroissement de la température. D'autre part, lorsque les drosophiles sont élevées, à température constante, à des densités de population préimaginale différentes, la durée de développement est prolongée, tandis que la taille de l'imago est réduite, en fonction de l'accroissement de la densité de population. Les rapports entre la taille de l'imago et sa durée de développement peuvent donc être, en fonction des conditions de développement préimaginal, totalement inversés.

Le nombre total d'œufs pondus par une femelle au cours de sa vie n'est évidemment qu'une mesure assez simpliste de ce qu'est la fécondité. Un même nombre d'œufs peut en effet être pondu en un temps relativement court si la moyenne journalière est élevée, ou en un temps beaucoup plus long si la moyenne journalière est faible. Nous considérerons dès lors trois données : 1° la durée de la période de ponte qui, dans tous les cas, est directement liée à la longévité ; 2° la moyenne journalière de ponte, soit la fécondité totale divisée par le nombre de jours de ponte ; 3° le nombre total d'œufs pondus au cours de la vie.

La longévité ou durée de vie imaginale, à 25°C, de femelles, isolées leur vie durant avec un mâle et soumises durant leur vie préimaginale à des conditions d'environnement extrêmement différentes dans leurs effets, n'est pas fonction de la taille des imagos si l'on considère l'ensemble des femelles soumises à l'expérimentation (fig. 1). Dans les mêmes conditions d'analyse statistique il existe par contre une corrélation négative et significative entre la durée de développement des imagos et leur longévité ; la régression est hautement significative ; néanmoins le rapport de la somme des carrés des écarts résiduelle à la somme totale des carrés des écarts est de 1 479 à 2 011 (fig. 2). Par contre (fig. 3) si l'on calcule la corrélation et la régression entre la vitesse de développement, soit le cube de la taille thoracique divisé par la durée de développement, et la longévité, ces deux valeurs sont hautement significatives ; de plus la somme des carrés des écarts résiduelle n'est plus que de 718 ; enfin les droites de régression calculées pour l'ensemble des données, pour les données « densité » et pour les données « température », coïncident.

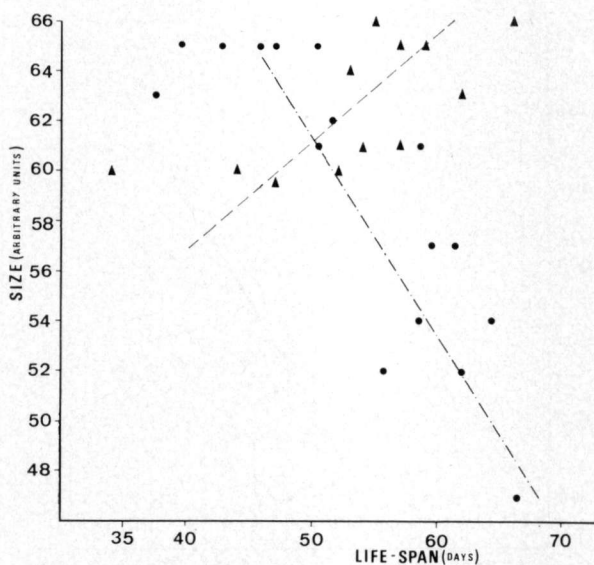


FIG. 1. — Régressions entre taille thoracique et longévité

- Données de l'expérience réalisée à température constante et à différentes densités de population préimaginales
- Régression pour ces données
- ▲ Données de l'expérience réalisée à densité de population constante et à différentes températures préimaginales
- Régression pour ces données
- Régression pour l'ensemble des données

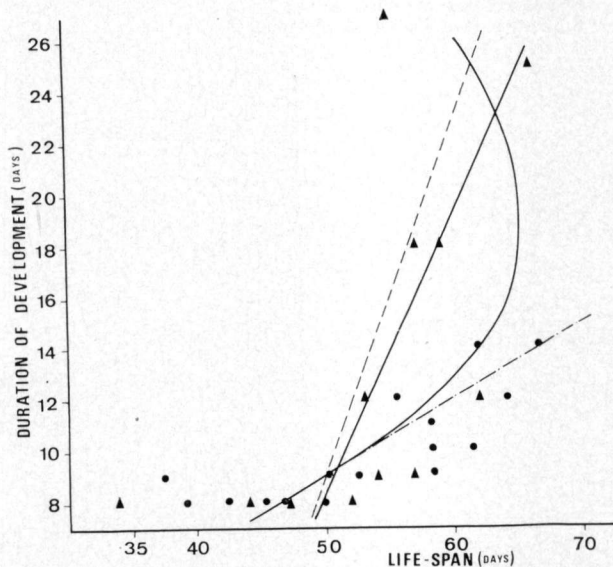


FIG. 2. — Régressions entre durée de développement et longévité

(La régression curvilinéaire établie pour l'ensemble des données est significativement supérieure à la régression linéaire).

- Données de l'expérience réalisée à température constante et à différentes densités de population préimaginales
- Régression pour ces données
- ▲ Données de l'expérience réalisée à densité de population constante et à différentes températures préimaginales
- Régression pour ces données
- Régression pour l'ensemble des données

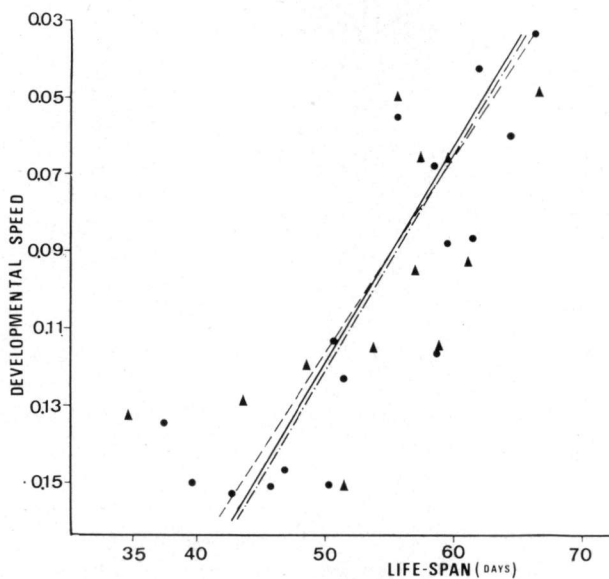


FIG. 3. — Régression entre vitesse de développement (taille thoracique en mm_3 divisée par la durée de développement) et longévité

- Données de l'expérience réalisée à température constante et à différentes densités de population préimaginales
- · — · — Régression pour ces données
- ▲ Données de l'expérience réalisée à densité de population constante et à différentes températures préimaginales
- — — Régression pour ces données
- — — Régression pour l'ensemble des données

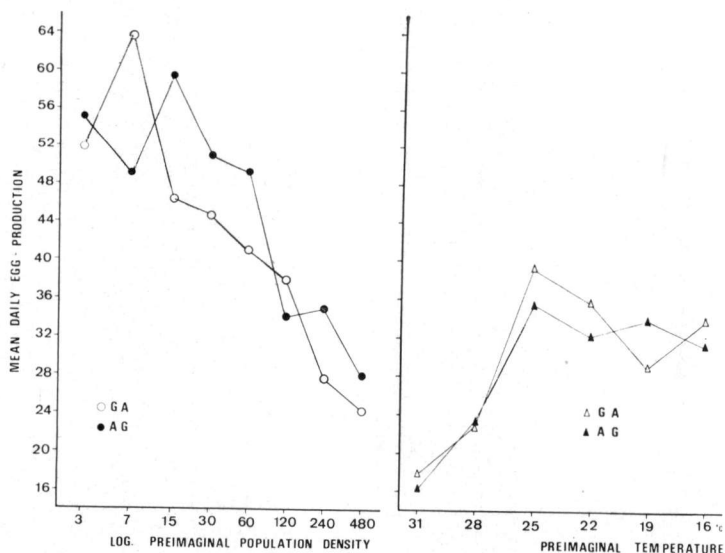


FIG. 4. — Moyenne de ponte journalière (Fécondité totale divisée par le nombre effectif de jours de ponte) en fonction du log. de la densité de population et de la température préimaginales

- Données de l'expérience réalisée à température constante et à différentes densités de population préimaginales
- ▲ Données de l'expérience réalisée à densité de population constante et à différentes températures préimaginales

La moyenne de ponte journalière (fig. 4 et 5) semble varier avec la taille de l'imago ; elle augmente avec l'accroissement de la taille. Lorsque l'on analyse les deux expériences séparément la corrélation entre la taille et la moyenne de ponte journalière est pour les données « densité » de 0,908 ($n = 16$; $P < 0,001$), pour les données « température » de 0,559 ($n = 12$; $P = 0,05$) ; lorsque l'on groupe les données la corrélation est de 0,436 ($n = 28$; $0,02 < P < 0,05$) ; dans ce dernier cas la régression est significative, mais la somme des carrés des écarts résiduelle est de 3 318 par rapport à 4 097, somme totale des carrés des écarts, alors que dans les cas des données « densité » la somme résiduelle était de 365 sur un total de 2 081 et dans le cas des données « température » de 411 sur un total de 598. La relation entre moyenne de ponte journalière et taille, quoique statistiquement significative, n'est donc pas entièrement satisfaisante. Elle reste néanmoins pour l'instant, et parmi toutes celles que nous avons calculées, la meilleure.

En moyenne la fécondité totale (fig. 6) a diminué sensiblement d'une expérience à l'autre, l'expérience « densité » ayant précédé l'expérience « température ». Ceci n'étonnera que ceux qui n'ont jamais, à d'assez grands intervalles de temps, utilisé des souches consanguines maintenues par croisement frère $\times$ sœur. Un test de Tykey appliqué aux données « densité » indique, d'une part, que le génotype issu du croisement Abeele $\varnothing \times$ Gabarros σ (AG) a, pour une densité préimaginale de 480 œufs par milieu de culture, une fécondité totale significativement inférieure à celles obtenues aux autres densités ; d'autre part que le génotype issu du croisement Gabarros $\varnothing \times$ Abeele σ (GA) a, pour des densités préimaginale de 480 et 240 œufs par milieu de culture, des fécondités totales significativement inférieures à celles obtenues à toutes les autres densités ; quant au groupe de données « densité » constitué par l'ensemble des autres observations il ne présente pas, au niveau de 5 p. 100, d'indice global de différences internes. Ce même test appliqué aux données « température » indique que les génotypes AG et GA ont pour des températures préimaginale de 31° et 28°C des fécondités totales significativement inférieures à celles obtenues aux autres températures : les fécondités observées à ces autres températures préimaginale peuvent être, statistiquement, et au niveau de 5 p. 100, considérées comme identiques. La fécondité totale apparaît dès lors, dans des limites relativement larges de taille imaginale, comme un facteur particulièrement stable. Soulignons à ce propos que pour le génotype AG, par exemple, le volume de l'imago qui s'est développé à une densité de population préimaginale de 240 œufs par milieu de culture est de près de 50 p. 100 inférieur au volume de l'imago qui s'est développé à une densité de 30 œufs par milieu de culture.

Trois variables, en relation directe avec la « fécondité » ont été étudiées dans ces expériences. La fécondité totale est la plus stable, la moins influencée par une série de facteurs d'environnement préimaginaux. Par ailleurs la fécondité moyenne et la longévité apparaissent comme étant déterminées en grande partie par les conditions de vie préimaginale. La fécondité journalière semble être fonction de la taille de l'imago quelles que soient les conditions d'environnement qui ont déterminé cette taille. Ceci est assez logique si l'on veut bien se rappeler qu'une drosophile a une production d'œufs dont le poids journalier peut atteindre son propre poids. Quant à la longévité, qui conditionne évidemment la période de ponte effective, elle est directement fonction de la vitesse de développement de l'imago, soit du rapport entre le volume de l'imago et le temps qu'il a fallu pour atteindre ce volume.

Il est bon d'expliciter plus avant cette dernière relation en soulignant que la plus longue durée de vie est atteinte dans l'expérience « densité », par les individus qui à l'état imaginal sont les plus petits, et dans l'expérience « température » les plus grands.

Nous aimerions finalement souligner deux des aspects de cette étude qui nous paraissent les plus intéressants. Le premier est le fait que l'on puisse décomposer le facteur « fécondité » en divers composants : fécondité totale, fécondité moyenne et longévité ; les variables semblent toutes trois être fonction de déterminismes précis et différents. Cela nous permet d'émettre des doutes quant à la validité d'un grand nombre d'observations — et des conclusions que ces observations ont permises — concernant la « fécondité » ; en effet un grand nombre d'auteurs se sont contentés de mesurer le nombre d'œufs pondus pendant un laps de temps fort court après l'éclosion, et en général sans se préoccuper par trop des conditions de milieu qui régnaient durant le développement des individus observés ; or nous avons pu montrer qu'il n'existait aucune corrélation significative entre la ponte du début de la vie et la fécondité totale. Le second aspect que nous voudrions retenir est le suivant : on sait depuis longtemps que, chez les poecilothermes, la température et la densité de population auxquelles sont soumis les imagos ont une influence très grande sur l'expression phénotypique de divers caractères quantitatifs. Presque inconnu par contre est le fait que la température d'élevage et la densité de population à l'état préimaginal (larvaire?) ont de même — toutes conditions de vie imaginale étant égales — une influence importante sur ces mêmes caractères quantitatifs. Si l'on veut bien se souvenir que chez la drosophile aucune mitose ne se produit après l'éclosion il faut donc admettre que la vitesse de division mitotique à l'état larvaire, mesurée dans nos expériences et en première approximation par la vitesse de développement, a une influence directe sur la longévité des cellules de la phase imaginale.

Reçu pour publication en juin 1971.

SUMMARY

ACTION OF PREIMAGINAL ENVIRONMENT FACTORS ON *DROSOPHILA MELANOGASTER* FECUNDITY

Laboratory experiments on *Drosophila melanogaster* hybrids (Abee and Gabarros strains) were undertaken to study the fecundity of the progeny by measuring the thoracic size, duration of development, total amount of eggs laid during the whole life cycle, the mean daily egg production, the real length of the egg laying period, the longevity and the variations of all these factors according to temperature and egg density. The results of all these investigations are presented in a series of regression curves. The most interesting facts to retain are the decomposition of the « fecundity » factor into several components : total fecundity, mean fecundity and longevity, and the important action of the rearing temperature and population density at the pre-imaginal stage upon the quantitative characteristics of the insects.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- LINTS F. A., LINTS C. V., 1969. Influence of preimaginal environment on fecundity and ageing in *Drosophila melanogaster* hybrids. I. — Preimaginal population density. *Exptl Geront.*, **4**, 231-244.
- LINTS F. A., LINTS C. V., 1969. Influence of preimaginal environment on fecundity and ageing in *Drosophila melanogaster* hybrids. II. — Preimaginal temperature (en préparation).
- LINTS F. A., LINTS C. V., 1969. Influence of preimaginal environment on fecundity and ageing in *Drosophila melanogaster* hybrids. III. — Conclusions (en préparation).

DISCUSSION

ALLEGRET : *Pour les concentrations maximales les taux de mortalité sont-ils comparables à ceux des concentrations normales ou faibles ?*

Les taux de survie sont pratiquement identiques à toutes les densités. Il ne faut pas oublier que les individus que nous utilisons sont des hybrides de première génération obtenus par le croisement de deux lignées hautement consanguines ; tout comme pour d'autres caractères quantitatifs, ces hybrides font, du point de vue viabilité, montre d'une très grande vigueur. Votre question toutefois pourrait faire supposer que vous soupçonnez, à faible ou à forte densité, l'existence d'une certaine sélection. En principe nos hybrides sont, bien entendu, génétiquement homogènes, mais je vous rappelle que par mesure de précaution supplémentaire nous n'avons utilisé pour nos mesures de fécondité et de longévité que des individus à durée de développement modale et que parmi ces derniers nous n'avons finalement retenu que les femelles de taille modale.

DAVID : *Quel est le milieu utilisé pour l'étude de la fécondité ?*

C'est le milieu classique à base de farine de maïs, de sucre, de levure et d'agar-agar.

Avez-vous une idée des variations du nombre d'ovarioles sous l'influence de la densité de population ?

Non, C'est une étude qu'il serait intéressant d'entreprendre.

FOURCHE : *Comment expliquer la réduction de taille des imagos dans les cas de surpopulation si l'on n'admet pas un effet de carence alimentaire ?*

Je voudrais vous répondre par une autre question ! Comment expliquer la réduction de taille des imagos à faible densité de population et à haute température préimaginale ? Ce que je sais c'est que dans les deux cas et pour l'essentiel il ne peut s'agir de carence alimentaire ! En effet des drosophiles carencées ont à l'éclosion une taille inférieure à la « normale », une durée de développement prolongée et une longévité beaucoup plus faible que la « normale ». Dans le cas d'élevage à haute densité de population et à 25°C c'est très différent : les mouches sont plus petites, ont une durée de développement plus longue mais leur longévité est très significati-

vement supérieure. Dans le cas d'élevage à densité faible et à basse température, la longévité est aussi prolongée, mais la taille est beaucoup plus grande et la durée de développement prolongée. Il s'agit finalement de ne pas considérer la taille et la durée de développement séparément, mais bien ensemble : c'est ce que j'appelle la vitesse de développement. Et je crois, mais ceci demanderait une étude approfondie, que ce qui entre essentiellement en ligne de compte c'est un équilibre délicat entre activités anaboliques et cataboliques — chez la larve, et peut-être aussi chez la pupe —, les vitesses respectives de ces deux processus étant sans doute influencées de façon différente par des variations de température, de densité de population et éventuellement par d'autres facteurs de l'environnement dont je n'ai pas tenu compte.

M^{me} WAUTIER : *N'y aurait-il pas un effet de groupe ?*

Cela n'est pas impossible. Néanmoins je me méfie un peu de l'expression « effet de groupe » qui, je le crois, sert essentiellement à camoufler notre ignorance de mécanismes précis qui entrent en ligne de compte.

DAVID : *Chez la Drosophile il n'est pas possible de séparer facilement une action de type « effet de groupe » à mécanisme essentiellement psychosomatique d'une action de type « effet de masse » provenant souvent du milieu.*

Je suis d'accord avec M. David. Toutefois on pourrait longuement discuter du sens exact de ces deux expressions.

VAN HERREWEGE : *Ne pensez-vous pas que dans les tubes surpeuplés il faille faire intervenir autre chose qu'un effet de groupe ? Par exemple une intervention du rapport éléments nutritifs/produits du métabolisme rejetés par les larves ?*

Bien sûr ! Et non seulement dans les tubes surpeuplés ; il en est de même dans ce que j'appellerais les tubes sous-peuplés. En effet ce n'est pas toujours à la densité de 3 œufs par milieu de culture que je trouve pour les différents caractères mesurés les valeurs extrêmes. C'est très souvent à la densité de 7 œufs par milieu de culture. Cela revient à dire qu'à côté de l'influence du rapport anabolisme/catabolisme sur la physiologie de l'individu même il faudrait encore, ainsi que vous le suggérez, étudier l'influence des produits du métabolisme rejetés par la drosophile en croissance sur la physiologie de ses compagnes. Certaines influences sont sans doute bénéfiques et d'autres maléfiques. Je vous signale finalement que je donne par ailleurs le détail de ces effets de sous-population, que les anglais appellent « undercrowding effects » LINTS et LINTS, *Exptl Geront.*, 1969 4, 231,) ; ces effets ne sont d'ailleurs pas une nouveauté ; SANG en 1949 les avait déjà incidemment observés dans une étude des facteurs écologiques régissant la croissance des populations chez la Drosophile (SANG, *Physiol. Zool.*, 1949 22, 183.).

TABLE DES MATIÈRES DE L'ANNÉE 1971

P. ALLÉGRET. — Périodes de fonctionnement apparent et de fonctionnement réel et utile des gonades chez les Lépidoptères.....	417
E. BILIOTTI, R. DESMIER de CHENON. — Le parasitisme des <i>Pales pavidus</i> MEIG. (Dipt. Tachinidae) sur <i>Galleria mellonella</i> L. (Lep. Galleriidae). Mise au point d'un élevage permanent en laboratoire.....	361
J. BONFILS, A. DELPLANQUE. — Distribution des principales cicadelles des prairies aux Antilles françaises (Homoptera).....	135
J. BORDON. — Aspects de la physiologie de la reproduction et du développement chez <i>Oscinella pusilla</i> MEIG. (Dipt. Chloropidae).....	225
M. BOULÉTREAU. — Métabolisme respiratoire de <i>Pteromalus puparum</i> (Hym. Chalc.) au cours du développement et influence de la densité de population larvaire	195
M. BOULÉTREAU. — Croissance larvaire et utilisation de l'hôte chez <i>Pteromalus puparum</i> (Hym. Chalc.) : influence de la densité de population.....	305
Josselyne BOULÉTREAU-MERLE. — Influences génétiques sur la rétention des œufs chez les femelles vierges de <i>Drosophila melanogaster</i> et le nombre d'œufs formés à partir des réserves larvaires.....	481
A. BOURNIER, P. BERNAUX. — <i>Haplothrips tritici</i> KURDJ. et <i>Limothrips cereali</i> HAL. agents de la moucheture des blés durs.....	247
J. BRENIÈRE. — Les problèmes des lépidoptères foreurs des graminées en Afrique de l'Ouest.....	287
M. CANARD. — Les possibilités de conservation de longue durée des cocons d'un prédateur aphidiphage : <i>Chrysopa perla</i> (L.) (Neuroptera, Chrysopidae)	373
G. CHAUVIN. — Nature du substrat et humidité, facteurs du choix du site de ponte chez deux lépidoptères Tineidae : <i>Monopis rusticella</i> (CLERCK) et <i>Trichophaga tapetzella</i> L.....	319
G. CHAUVIN. — Facteurs modifiant la fécondité des lépidoptères. Étude de deux Tineidae : cas particulier de <i>Tinea pellionella</i> L.....	509
H. CHEVIN, Y. DURAND, J.-R. LE BERRE, J.-P. MOREAU. — Étude de quelques facteurs intervenant dans la prolifération de deux espèces d'osciniés <i>O. frit</i> L. et <i>O. pusilla</i> MG	347
J. COULON. — Toxicités comparées de diverses substances pour des acariens phytophages (<i>Tetranychus urticae</i> K.) résistant ou non au parathion éthyle	69

J. DAVID. — Influences génétiques sur les mécanismes contrôlant la fécondité des souches sauvages de <i>Drosophila melanogaster</i> MEIG	493
P. DELATTRE. — Contribution à l'étude biologique de <i>Zetzellia mali</i> EWING (<i>Acarina</i> : <i>Stigmaeidae</i>)	297
G. FAUVEL. — Influence de l'alimentation sur la biologie d' <i>Orius</i> (<i>Heterororius</i>) <i>vicinus</i> RIBAUT (<i>Heteroptera</i> , <i>Anthocoridae</i>)	31
E. FYTIZAS, B. MAZOMENOS. — Influence de la température et de la lumière sur l'efficacité stérilisante du Tapa sur les femelles de <i>Dacus oleae</i> GMEL.	209
E. FYTIZAS, B. MAZOMENOS. — Développement dans les olives des larves de <i>Dacus oleae</i> issues de parents élevés au stade larvaire sur un substrat nutritif artificiel.	217
D. A. GRIFFITHS, D. MACFARLANE, J.-G. SHEALS. — The scanning electron microscope in Acarology (le microscope électronique « à balayage » en Acarologie)	49
G. GROLLEAU. — Comparaison de la toxicité de divers raticides anticoagulants à l'égard du campagnol des champs, <i>Microtus arvalis</i> (PALLAS)	261
B. HURPIN. — Facultés de résistance et conservation de la virulence de <i>Rickettsiella melolonthae</i> , agent de la rickettsiose des larves de <i>Melolontha</i> sp. (Coléoptères <i>Scarabaeidae</i>)	151
Anne-Marie LAVERDURE. — Facteurs responsables du développement ovarien chez <i>Tenebrio molitor</i> (Coléoptère)	411
F. LINTS. — Influence de facteurs d'environnement préimaginal sur la fécondité de <i>Drosophila melanogaster</i>	517
M. LUC, A. DALMASSO. — <i>Dolichodorus cassati</i> n. sp. (<i>Nematoda</i> : <i>Tylenchida</i>).	97
G. MARCUZZI, J. d'AGUILAR. — Catalogue raisonné des Insectes des Antilles françaises. III. — Coléoptères : <i>Tenebrionidae</i>	79
D. MARTOURET, P. ANGLADE. — <i>Bacillus thuringiensis</i> dans la lutte contre la Pyrale du Maïs, <i>Ostrinia nubilalis</i> HUBN. (Lépidoptères, Pyralidés)	57
P. NARDON. — Contribution à l'étude de la constitution et de l'évolution cytochimique du globule vitellin et discussion sur le rôle des cellules folliculeuses	401
J.-C., ONILLON, J. ONILLON, R. TOMASSONE. — Contribution à l'étude de la dynamique des populations d'homoptères inféodés aux agrumes. I. — Estimation de la surface d'une feuille en fonction de ses deux plus grandes dimensions	183
R. PHILIPPE. — Influence de l'accouplement sur le comportement de ponte et la fécondité chez <i>Chrysopa perla</i> (L.) (Insectes-Planipennes)	443
Nadine PLUS. — Action de diverses infections virales sur la fécondité des Drosophiles	449
S. POITOUT. — Influence relative de la consanguinité et de l'alternance d'alimentation larvaire sur le potentiel de reproduction de <i>Spodoptera exigua</i> HB. (Lépidoptère, <i>Noctuidae</i>)	455
A. POUVREAU. — Sur le déterminisme des castes chez les bourdons (<i>Hymenoptera</i> , <i>Apoidea</i> , <i>Bombus</i> LATR.)	501

R. RAHN. — Évolution des potentialités d'accouplement des mâles et des femelles d' <i>Acrolepia assectella</i> Z. (Lepidopt. Plutellidae).....	337
L. M. de REGGI. — Interactions entre le comportement alimentaire et le comportement de reproduction du puceron <i>Myzus persicae</i>	43
B. SIGWALT. — Les études de démographie chez les Cochenilles Diaspines. Applications à trois espèces nuisibles à l'Oranger en Tunisie. Cas particulier d'une espèce à générations chevauchantes : <i>Parlatoria ziziphi</i> LUCAS	5
C. TOROSSIAN et R. CAUSSE. — Modifications apportées à la ponte des ouvrières et des femelles chez la fourmi <i>Dolichoderus quadripunctatus</i> par des irradiations Gamma	427
M. VERDIER. — Développement embryonnaire de <i>Locusta</i> . Relations avec les conditions de maturation dans diverses souches.....	465
A. VEY. — Étude des réactions cellulaires anticryptogamiques chez <i>Galleria mellonella</i> L. : structure et ultrastructure des granulomes à <i>Aspergillus niger</i> V. TIEGH	17
J.-P. VINCENT. — Utilisation d'un compteur de passage à la gueule des terriers du Rat musqué <i>Ondatra zibethica</i> (L.).....	269
Suzanne WARKIEVI-GRANIER, J.-C. LÉONIDE. — Résultats préliminaires de recherches sur la castration parasitaire et l'existence d'un éventuel relais endocrinien dans la castration des criquets infectés par des diptères....	327
<i>Mises au point bibliographiques.</i>	
H. LE LOUARN. — Méthodes d'étude de l'action des passereaux sur des insectes défoliateurs	379
G. MASSONIE. — L'élevage des Aphides sur milieu synthétique.....	103
<i>Informations</i>	125, 277, 391
<i>Chronique des livres</i>	127, 275, 387

CONTENTS

P. ALLÉGRET. — Period of apparent functioning and real effective functioning of the gonads in Lepidoptera	417
E. BILIOTTI, R. DESMIER de CHENON. — Parasitism of <i>Pales pavida</i> MEIG. on <i>Galleria mellonella</i> L. Method of a permanent breeding in laboratory....	361
J. BONFILS, A. DELPLANQUE. — Distribution of the principal leafhoppers in the French West Indies meadows (<i>Homoptera</i>).....	135
J. BORDON. — Physiology of reproduction and development aspects in <i>Oscinella pusilla</i> MEIG. (Dipt. Chloropidae)	225
M. BOULÉTREAU. — Respiratory metabolism of <i>Pteromalus puparum</i> (Hym. Chalc.) during preimaginal development and influence of larval crowding	195
M. BOULÉTREAU. — Larval growth and host consumption in <i>Pteromalus puparum</i> (Hym. Chalc.) : Effect of population density.....	305
Josselyne BOULÉTREAU-MERLE. — Genetical influences on eggs retention in the	

virgin females of <i>Drosophila melanogaster</i> and on the number of eggs made up from larval reserves.....	481
A. BOURNIER, P. BERNAUX. — <i>Haplothrips tritici</i> KURDJ. and <i>Limothrips cerealium</i> HAL. like agents of hard wheats spot	247
J. BRENIÈRE. — The problems of grass borers in West Africa.....	287
M. CANARD. — Possibilities of long period storing the cocoons of the aphidophagous predator : <i>Chrysopa perla</i> (L.) (<i>Neuroptera</i> , <i>Chrysopidae</i>).....	379
G. CHAUVIN. — Nature of the substratum and humidity as factors of the egg-laying behaviour in two lepidoptera <i>Tineidae</i> : <i>Monopis rusticella</i> (CLERCK) and <i>Trichophaga tapetzella</i> (L.).....	319
G. CHAUVIN. — Factors modifying fertility in lepidoptera. Study of two <i>Tineidae</i> , special case of <i>Tinea pellionella</i> L.....	509
H. CHEVIN, Y. DURAND, J.-R. LE BERRE and J.-P. MOREAU. — Studies on some factors occurring in the pullulation of two <i>Oscinella</i> species <i>frit</i> L. and <i>O. pusilla</i> MG	347
J. COULON. — Compared toxicities of different substances for phytophagous mites (<i>Tetranychus urticae</i> K.) résistant or not to parathion ethyle	69
J. DAVID. — Influence of the genetic factors on the mechanisms regulating the fecundity of the wild strains of <i>Drosophila melanogaster</i> MEIG	493
P. DELATRE. — Contribution to the biology of <i>Zetzellia mali</i> EWING. (<i>Acarina</i> , <i>Stigmaeidae</i>)	297
G. FAUVEL. — The influence of food on the biology of <i>Orius vicinus</i> RIBAUT (<i>Heteroptera</i> , <i>Anthocoridae</i>)	31
E. FYTIZAS, B. MAZOMENOS. — Temperature and light influences on sterilant efficacy of Tepa on <i>Dacus oleae</i> GMEL. females	209
E. FYTIZAS, B. MAZOMENOS. — Development in olives of <i>Dacus oleae</i> larvae coming from parents reared at larval stage, on artificial diet substrat....	217
D. A. GRIFFITHS, D. MACFARLANE, J.-G. SHEALS. — The scanning electron microscope in Acarology.....	49
G. GROLLEAU. — Comparison of the toxicity of some anticoagulant raticides with regard to the field mouse, <i>Microtus arvalis</i> (PALLAS)	261
H. HURPIN. — Resistance ability and virulence conservation of <i>Rickettsiella melolonthae</i>	151
Anne-Marie LAVERDURE. — Factors inducing the ovarian development in <i>Tenebrio molitor</i> (Coleoptera).....	411
F. LINTS. — Action of preimaginal environment factors on <i>Drosophila melanogaster</i> fecundity.....	517
M. LUC, A. DALMASSO. — <i>Dolichodorus cassati</i> n. sp. (<i>Nematoda</i> : <i>Tylenchida</i>)..	97
G. MARCUZZI, J. d'AGUILAR. — Descriptive catalogue of the insects of the french West Indies. III. — Col. <i>Tenebrionidae</i>	79
D. MARTOURET, P. ANGLADE. — <i>Bacillus thuringiensis</i> in the control of Corn Borer <i>Ostrinia nubilalis</i> HUBN.....	57
P. NARDON. — Contribution to the study of the composition and cytochemical evolution of the vitelline sphere and discussion about the part of the follicle cells.....	401

J.-C. ONILLON, J. ONILLON, R. TOMASSONE. — Contribution to the study of the population dynamics of <i>Citrus Homoptera</i> . I. — Estimation of a leaf area in respect to its two larger dimensions.....	183
R. PHILIPPE. — Influence of mating on the oviposition behaviour and the fecundity of <i>Chrysopa perla</i> L.....	443
Nadine PLUS. — Action of various virus infections on <i>Drosophila</i> fecundity..	449
S. PORTOUT. — Relative effects of consanguinity and of alternative larval diet on the reproductive capacity of <i>Spodoptera exigua</i> HB. (<i>Lepidoptera</i> , <i>Noctuidae</i>).....	455
A. POUVREAU. — Caste differentiation in bumblebees (<i>Hymenoptera</i> , <i>Apoidea</i> , <i>Bombus</i> , LATR.).....	501
R. RAHN. — Evolution of the mating potentialities of <i>Acrolepia assectella</i> Z. (<i>Lepidopt.</i> <i>Plutellidae</i>).....	337
L.-M. de REGGI. — Larviposition response of mature viviparae of <i>Myzus persicae</i> after treatments which inhibit the food uptake.....	43
B. SIGWALT. — Demographic studies of Diaspine Scales. Applications to three species noxious for orange trees in Tunisia. Particular case of a species with overlapping generations : <i>Parlatoria ziziphi</i> LUCAS.....	5
C. TOROSSIAN and R. CAUSSE. — Modifications induced by gamma irradiations in the oviposition of workers and females of the ant <i>Dolichoderus quadripunctatus</i>	427
M. VERDIER. — Egg development in <i>Locusta</i> : relationships with circumstances of maturation for several strains.....	465
A. VEY. — Studies of anticryptogamic cellular reactions in <i>Galleria mellonella</i> L. : structure and ultrastructure of granulomes resulting from the infection by <i>Aspergillus niger</i> v. TIEGH	17
J.-P. VINCENT. — Utilization of a passage-checker placed at the entrance of <i>Ondatra zibethica</i> L. holes.....	269
Suzanne WARKIEVI-GRANIER, J.-C. LEONIDE. — Preliminary results of investigations upon parasitical castration and existence of an eventual endocrine relay in the castration of locusts infested by Diptera.....	327
<i>Bibliographical reviews.</i>	
H. LE LOUARN. — Methods to study the role of the passerine birds on defoliators....	373
G. MASSONIE. — The rearing techniques of Aphids on synthetic diets.....	103
<i>Informations</i>	125, 277, 391
<i>Book reviews</i>	127, 275, 387

CONTENTS

P. NARDON. — Contribution to the study of the composition and cytochemical evolution of the vitelline sphere and discussion about the part of the follicle cells.....	401
Anne-Marie LAVERDURE. — Factors inducing the ovarian development in <i>Tenebrio molitor</i> (Coleoptera)	411
P. ALLÉGRET. — Periods of apparent functioning and real effective functioning of the gonads in Lepidoptera.....	417
C. TOROSSIAN and R. CAUSSE. — Modifications induced by gamma irradiations in the oviposition of workers and females of the ant <i>Dolichoderus quadripunctatus</i>	427
R. PHILIPPE. — Influence of mating on the oviposition behaviour and the fecundity of <i>Chrysopa perla</i> L.....	443
Nadine PLUS. — Action of various virus infections on <i>Drosophila</i> fecundity.....	449
S. POITOUT. — Relative effects of consanguinity and of alternative larval diet on the reproductive capacity of <i>Spodoptera exigua</i> HB, (Lepidoptere, Noctuidae).....	455
M. VERDIER. — Egg development in <i>Locusta</i> : relationships with circumstances of maturation for several strains.....	465
Josselyne BOULÉTREAU-MERLE. — Genetical influences on eggs retention in the virgin females of <i>Drosophila melanogaster</i> and on the number of eggs made up from larval reserves	481
J. DAVID. — Influence of the genetic factors on the mechanisms regulating the fecundity of the wild strains of <i>Drosophila melanogaster</i> MEIG.....	493
A. POUVREAU. — Caste differentiation in bumblebees (<i>Hymenoptera</i> , <i>Apoidea</i> , <i>Bombus</i> , LATR.).....	501
G. CHAUVIN. — Factors modifying fertility in lepidoptera. Study of two <i>Tineidae</i> , special case of <i>Tinea pellionella</i> L.....	509
F. LINTS. — Action of preimaginal environment factors on <i>Drosophila melanogaster</i> fecundity	517

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 27, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles séparées seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire* : il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; — *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) *résumé* : (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusions* ; f) *résumé* anglais ou destiné à être traduit en anglais comportant une analyse complète de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborateurs, les fonds, les dons... ; h) *références bibliographiques*.

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très complet. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUPONT et DUVAL, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) ; le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés à l'état de projets, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : soit × 0,5, soit × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : 19 × 12,5 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur feuilles séparées et porter les numéros des figures.

Correction des épreuves : les auteurs recevront une épreuve à corriger.

Envoi du manuscrit : M. BILLOTTI, Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles, France. On demande deux exemplaires.

ZOOLOGIE.

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

PÉRIODIQUES

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1972	France	Étranger	Le N°
ANNALES AGRONOMIQUES, 6 n°s par an	125 F	135 F	25 F
ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 4 n°s par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 n°s par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DE ZOOLOGIE - ÉCOLOGIE ANIMALE, 4 n°s par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 n°s par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 n°s par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOPHYSIQUE, 4 n°s par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 n°s par an	75 F	80 F	25 F
ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE, 4 n°s par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DE RECHERCHES VÉTÉRINAIRES, 4 n°s par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES D'HYDROBIOLOGIE, 2 n°s par an	50 F	55 F	35 F
ANNALES D'ÉCONOMIE ET DE SOCIOLOGIE RURALES, 2 n°s par an	40 F	44 F	20 F

APIDOLOGIE, 4 n°s par an — Abonnement : France : 30 F
 Étranger sauf R. F. A. : 35 F
 — Le numéro : France : 9 F
 Étranger sauf R. F. A. : 10 F

PUBLICATIONS NON PÉRIODIQUES

Prix T. T. C.

Recherches d'économie et de sociologie rurales :

N° 1; n° 2; n° 3; n° 4; le numéro : 10,77 F
 Souscription pour les 4 premiers numéros : 33,66 F

Recherches vétérinaires :

N° 1; n° 2; n° 3; le numéro : 21,45 F

Recherches d'hydrobiologie continentale :

Le n° 1 : 16,12 F

DERNIERS OUVRAGES PARUS

La lutte biologique en forêt, Pont-à-Mousson, 12-14 novembre 1969.

212 p., 1971 45,00 F

VIII^e Symposium européen sur les maladies à virus des arbres fruitiers. Bordeaux, 24-30 juin 1970.

560 p., 1971 65,00 F

Essai de programmation de la Recherche (Département agronomie) par D. Macquart, R. Gras, J. Mamy.

70 p., 1971 30,00 F

Quatrième Congrès mondial I. A. A. L. D., Paris 20-25 avril 1970.

342 p., 1971 53,75 F

Les maladies des plantes - Modes de développement et méthodes de lutte. Traduit de l'anglais par J. Louvet.

236 p., 1971 43,00 F

Les maladies des plantes maraîchères par C.-M. Messiaen et R. Lafon. 2^e édition mise à jour.

441 p., 1971 64,50 F

Techniques d'études des facteurs physiques de la Biosphère.

544 p., 1970 86,00 F

Comptes rendus de la 4^e Conférence trisannuelle de l'Association euro- péenne pour la Recherche sur la pomme de terre, Brest, 8-13 septem- bre 1969.

298 p., 1970 48,37 F

Colloque franco-soviétique sur l'utilisation des entomophages, Antibes, mai 1968.

134 p., 1970 35,00 F

Symposium sur la physiologie de la coquille de l'œuf.

280 p., 1970 70,00 F

Les demandes d'abonnements et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut natio-
nale de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78 - Versailles.

Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I. N. R. A., par virement postal à
son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U. N. E. S. C. O.

Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.
A Paris, bureau de vente : 11, rue Jean Nicot.

TABLE DES MATIÈRES

P. NARDON. — Contribution à l'étude de la constitution et de l'évolution cytochimique du globule vitellin et discussion sur le rôle des cellules folliculeuses.....	401
Anne-Marie LAVERDURE. — Facteurs responsables du développement ovarien chez <i>Tenebrio molitor</i> (Coléoptère).....	411
P. ALLÉGRET. — Périodes de fonctionnement apparent et de fonctionnement réel et utile des gonades chez les Lépidoptères.....	417
C. TOROSSIAN et R. CAUSSE. — Modifications apportées à la ponte des ouvrières et des femelles chez la fourmi <i>Dolichoderus quadripunctatus</i> par des irradiations Gamma....	427
R. PHILIPPE. — Influence de l'accouplement sur le comportement de ponte et la fécondité chez <i>Chrysopa perla</i> (L.) (Insectes-Planipennes).....	443
Nadine PLUS. — Action de diverses infections virales sur la fécondité des <i>Drosophiles</i>	449
S. POITOUT. — Influence relative de la consanguinité et de l'alternance d'alimentation larvaire sur le potentiel de reproduction de <i>Spodoptera exigua</i> HB. (Lépidoptère, <i>Noctuidae</i>).....	455
M. VERDIER. — Développement embryonnaire de <i>Locusta</i> : relations avec les conditions de maturation dans diverses souches.....	465
Josselyne BOULÉTREAU-MERLE. — Influences génétiques sur la rétention des œufs chez les femelles vierges de <i>Drosophila melanogaster</i> et le nombre d'œufs formés à partir des réserves larvaires.....	481
J. DAVID. — Influences génétiques sur les mécanismes contrôlant la fécondité des souches sauvages de <i>Drosophila melanogaster</i> MEIG.....	493
A. POUVREAU. — Sur le déterminisme des castes chez les bourdons (<i>Hymenoptera, Apoidea, Bombus</i> LATR.).....	501
G. CHAUVIN. — Facteurs modifiant la fécondité des Lépidoptères. Étude de deux <i>Tineidae</i> ; cas particulier de <i>Tinea pellionella</i> L.....	509
F. LINTS. — Influence des facteurs d'environnement préimaginal sur la fécondité de <i>Drosophila melanogaster</i>	517

Contents, see page 533

Les Annales de Zoologie-Écologie animale figurent dans Current Contents